# MÉMOIRES

DU

# MUSÉUM NATIONAL

## D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

TOME XXVIII

FASCICULE 4



F. GOUIN


# RECHERCHES SUR LA MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL BUCCAL DES DIPTÈRES


PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1949

*Prix : 400 fr.*



Source MNHN, Paris

Source MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# MÉMOIRES

DU

# MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# MÉMOIRES

DU

# MUSÉUM NATIONAL

## D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

TOME XXVIII

---

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1949

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

# TABLE DES MATIÈRES


Pages

**Fascicule 1.**

J.-M. Turmel, Végétation de la côte ouest du Cotentin, avec les planches I à III . . . . . 1-72

**Fascicule 2.**

M. Antoine, Notes d'Entomologie marocaine. XLIX. Les *Cycloderes* du Maroc . . . . . 73-132

**Fascicule 3.**

P. Basilewsky, Études sur les Chlaeniens d'Afrique, avec les planches IV à VI . . . . . 133-166

**Fascicule 4.**

F. Gouin, Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères, avec les planches VII à IX . . . . . 167-270


Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

**MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**
**Nouvelle série, tome XXVIII, fascicule 4, p. 167 à 269.**

# RECHERCHES SUR LA MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL BUCCAL DES DIPTÈRES

avec les planches VII à IX

PAR FRANÇOIS GOUIN,
Conservateur du Musée Zoologique, Strasbourg.

SOMMAIRE

I. AVANT-PROPOS . . . . . 169

II. INTRODUCTION : LA STRUCTURE ORTHOPTÉROÏDE . . . . . 172

III. MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE ET BUCCALE DE QUELQUES TYPES DE DIPTÈRES. . . . . 175

*A.* LES NÉMATOCÈRES . . . . . 175

*a. Tipuloidea* : *Tipula sp.* (p. 175). — *b.* Quelques autres types de *Tipuloidea* (p. 185). — *c.* Interprétation des structures morphologiques de *Tipula sp.* (p. 187). — *d.* Conclusions (p. 189). — *e.* Résumé (p. 189).

*B.* LES BRACHYCÈRES : le Taon et le Bombyle. . . . . 190

*a. Tabanus bovinus* L., femelle (p. 190). — L'appareil buccal du Taon mâle (p. 206). — Interprétation des structures (p. 208).

*b. Bombylius major* L., type orthorrhaphe à trompe mobile (p. 210). — Résumé (p. 213).

*C.* LES *Cyclorrhapha Aschiza* . . . . . 214

*a. Eristalomyia sp.* (p. 214). — Résumé (p. 223).

*D.* LES *Cyclorrhapha Schizophora* . . . . . 223

1. Les *Conopoidea* : *Conops* sp. et les Acalyptratés (p. 223).

2. Les Calyptratés piqueurs : *Stomoxys calcitrans* L. (p. 225). — Les Glossines (p. 239). — Quelques types de Calyptratés suceurs (p. 240). — Quelques types à appareil buccal réduit (p. 241).

*E.* LES PUPIPARES. . . . . 244

1. *Hippobosca equina* L. (p. 244). — *Melophagus ovinus* (p. 247). — Résumé et remarques générales sur les Cyclorrhaphes (p. 248).



Source : MNHN, Paris

IV. Synthèse et discussion des faits. . . . . 250
*A.* Définition des plans d'organisation des divers appareils buccaux. . . 250
*B.* Le clypéo-labrum . . . . . 253
*C.* La maxille. . . . . 255
*D.* La structure du labium diptéroïde et évolution de cet appendice chez les Diptères. . . . . 257
*E.* Conclusions finales . . . . . 262
V. Index bibliographique. . . . . 265
VI. Explication des figures et des planches : lettres communes à toutes les figures. . . . . 268

Source : MNHN, Paris

# I. AVANT-PROPOS

Ce travail débuta par l'étude de l'appareil buccal de *Stomoxys calcitrans* L. qui, dans le plan primitif, aurait dû former un chapitre d'une monographie morphologique et biologique de cette espèce. Mais, à la dissection, l'architecture de cet organe se révéla si étrange et si déconcertante que s'imposait à nous l'idée de chercher à jalonner la voie qu'aurait suivie l'évolution de l'appareil buccal partant du type « orthoptéroïde » broyeur pour aboutir à la structure « muscidienne » piquante. Ce premier contact décida donc du plan primitivement conçu. Après l'exploration du domaine muscidien (Gouin, 1946a, 1946b), une deuxième étape fut franchie par l'étude d'un Syrphide, *Eristalomyia* (?) *lenax* L. (Gouin, 1946c), puis une troisième par l'étude des Tabanides ; enfin, notre curiosité ayant été éveillée par une remarque de Weber (1933) au sujet des *Tipuloidea*, nous étendîmes nos recherches à quelques représentants de ce groupe. Plus tard, au fur et à mesure de nouvelles récoltes, de nouveaux types purent être étudiés : Pupipares, Conopidés, Acalyptratés, Orthorrhaphes autres que Tabanidés.

Les difficultés de nous procurer le matériel propre à une étude morphologique par dissection et par coupes furent grandes. Certaines espèces indigènes, il est vrai, purent être récoltées assez facilement : ce fut le cas notamment pour *Stomoxys calcitrans* L., espèce cosmopolite qui pullule dans les étables à bœufs (elle est moins fréquente dans les écuries à chevaux) ; pour les Tabanides, pris sur des bœufs ou des chevaux près de Dettwiller, d'Oberbronn ou dans le Ried de Hoerdt (Bas-Rhin) ; pour les Tipules, trouvées en grand nombre au mois de septembre 1945 voltigeant au ras du sol d'une prairie aux bords de la Seille en amont de Metz (Moselle) ; pour les Syrphides, très fréquentes sur les Ombellifères. Au cours de l'été de 1947 nous récoltâmes quelques rares *Anthrax*, Conopides, *Tetanocera*, provenant tous du « Herrenwald » près du Vendenheim (Bas-Rhin) et d'autres Cyclorrhaphes.

Quant aux formes exotiques ou parasites, elles nous furent données par des savants français ou étrangers : nous devons les *Hippobosca* à M. le Professeur P. Remy (Nancy) ; les Glossines à MM. Joncaère (Dakar), Boutet (Kindia), Kervran (Bamako) ; certaines formes aberrantes et quelques Glossines à M. Bequaert (Cambridge, U.S.A.) et à M. Rodhain (Anvers) ; les Drosophiles proviennent d'élevages de M. Sigot (Strasbourg). Il nous fait grand plaisir de remercier ici nos collègues de leur aide généreuse qui nous a permis de donner à ce travail la documentation indispensable.

Il est pour nous un devoir agréable d'exprimer notre vive gratitude à MM. P. de Beaucaamp et Topsent, Professeurs honoraires à la Faculté des Sciences de Strasbourg, qui nous ont initié à la Zoologie ; à MM. les Professeurs L. Bounoure, H. Maresquelle et Et. Wolff (Strasbourg) qui nous ont fait l'honneur de juger cette thèse ; à MM. les Professeurs J.-R. Denis (Dijon),

Source MNHN, Paris

P. Joly (Strasbourg), E. Roubaud, membre de l'Institut (Paris), et J. Vivien (Strasbourg) pour les conseils et la documentation bibliographique qu'ils nous ont donnés.

Tout le matériel a été étudié par dissection et le plus souvent aussi sur coupes de 5 $\mu$, 6,5 $\mu$ et 10 $\mu$, colorées suivant les techniques de Heidenhain à l'hématoxyline ferrique et à l'azocarmin ou bien suivant la méthode de Pappenheim.

Avant d'entrer dans le vif du sujet, nous devons faire les quelques remarques suivantes :

Estimant les Diptères trop évolués, nous avons cru pouvoir nous restreindre à l'étude de la seule musculature sans en préciser l'innervation. De même, nous ne prendrons pas position sur la question de la métamérisation de la tête ; ce problème peut être étudié avec plus de succès, nous semble-t-il, sur des types pauroétaboliques, en particulier orthoptéroïdes, à l'aide de toutes les méthodes requises : étude de l'innervation, de l'embryogénèse, en particulier. En effet, chez les Diptères, plusieurs stades larvaires (dont la structure céphalique est très spériale, voire régressée) et un stade nymphal d'organogénèse s'intercalent entre le stade embryonnaire et le stade imaginal, que nous analysons. Sans vouloir minimiser l'importance de ces études, nous pensons qu'une réduction de la structure « diptéroïde » à la structure « orthoptéroïde » fournit de précieux renseignements sinon sur la métamérisation, du moins sur la morphologie de la tête et *à fortiori* sur l'anatomie buccale (1).

Nous n'attacherons certes pas une trop grande importance à la valeur morphologique des sutures qui, comme en conviennent la plupart des auteurs, ne représentent pas toujours les limites métamériques ; celles-ci sont plutôt données par les insertions et les origines musculaires. Il en résulte d'autre part que les zones superficielles et la capsule céphalique décrites par les systématiciens et limitées par de telles lignes suturales n'ont pas toujours une signification morphologique précise.

Dans cette étude, nous essayons donc de définir les territoires céphaliques par les origines musculaires. Il nous semble, en effet, logique d'admettre que l'origine d'un muscle ne varie pas d'un groupe à l'autre, à moins que d'impérieuses nécessités, généralement évidentes, ne l'y obligent. Ce principe est généralement admis par les morphologistes, comme Ferris et Snodgrass (1947) viennent de le rappeler. Nous désignons les muscles par une nomenclature binominale dont le premier terme indique l'origine, le second l'insertion, étant entendu que celle-ci se fait toujours par un tendon plus ou moins long d'origine ectodermique.

Contrairement à l'opinion de Cook (1944, p. 15), qui, à la suite de Savigny, réserve le terme « épipharynx » à la région « anterior to the oral opening », c'est-à-dire clypéo-cibariale, nous prenons ce terme dans son sens classique, tel qu'il est défini dans les traités de Weber, de Snodgrass, d'Imms et désignons par lui la « doublure » interne du labrum et par le terme composé

1. L'on trouvera d'excellents exposés sur la question de la métamérisation de la tête et sur le tentorium dans les travaux et traités de Denis, Fahlander, Imms, Snodgrass, Weber.

Source MNHN, Paris

« labro-épipharynx » l'ensemble de la lèvre supérieure coiffant les autres stylets de la trompe.

Dans ce mémoire, seuls les principaux types ont fait l'objet d'une description détaillée. Les Acalyptratés ont été étudiés par FREY (1921) ; les Némotocères, au moins les formes piquantes, par de nombreux auteurs, dont les travaux sont résumés par SNODGRASS (1944) et nous n'en avons pas repris l'étude approfondie, sauf en ce qui concerne *Tipula sp.*, pour les raisons exposées plus haut.

Source : MNHN, Paris

## II. LA STRUCTURE ORTHOPTÉROIDE

Les morphologistes, à la suite de SNODGRASS et de WEBER, considèrent l'Orthoptère (s. l.) comme l'insecte-type. C'est donc à cette structure, dite « orthoptéroïde », que nous essaierons de « réduire » celles de types plus évolués, en particulier celle des Diptères. Voilà pourquoi, nous basant sur les travaux de SNODGRASS, WEBER et STRENGER, nous en exposons les traits essentiels.

La tête orthognathe (fig. 12, 14, 16, 18) des Blattides (*Blatta orientalis* ou *Periplaneta americana*), que nous prendrons comme exemple, est divisée extérieurement en diverses régions limitées par des lignes suturales et définies par les attaches musculaires. Au sommet de la tête et formant le faîte, se trouve le vertex ayant la suture coronale, sagittale ; il porte les origines des muscles dilatateurs de la pompe pharyngienne postcérébrale et des muscles adducteurs de la mandibule, en partie du moins ; en avant de lui, le front, délimité du vertex par la suture frontale ou postfrontale (selon la terminologie de COOK) et, en avant, par la suture épistomale (clypéo-frontale selon COOK) ; il porte les origines des muscles dilatateurs de la pompe pharyngienne précérébrale et des muscles labraux ainsi que l'ocelle médian (WEBER, 1933, p. 319 ; SNODGRASS, 1928, p. 37). Les parties latérales de la tête sont formées par les genae ou joues qui passent insensiblement au front et au vertex et dont une suture « subgénale » délimite une zone inférieure, les « subgenae ».

A la partie inférieure de la face (fig. 12, 14), le territoire appelé « clypéus » est limité à l'avant par le labrum et à l'arrière par la suture épistomale reliant les deux invaginations antérieures du tentorium. Le clypéus porte les origines des dilatateurs du cibarium, zone de l'atrium préoral qui lui correspond intérieurement.

La paroi postérieure, fig. 16, est formée d'une part par le vertex postérieur et d'autre part par l'occiput et, autour du foramen, par le postocciput, qui porte le condyle et la cavité « glénoïde » pour l'articulation des sclérites nucaux. Latéralement l'occiput se continue dans les postgenae. Vertex et genae sont délimités de l'occiput et des postgenae par la suture occipitale, souvent à peine indiquée. Beaucoup plus importante pour les homologies est la suture postoccipitale entre l'occiput et le postocciput, qui, toujours présente entre les racines postérieures du tentorium, porte les insertions des muscles rotateurs venant du prothorax.

SNODGRASS, suivi par WEBER (1939) (fig. 18), définit la bouche « morphologique » (qui ne coïncide pas toujours avec la bouche « fonctionnelle ») « the

Source MNHN, Paris

anterior opening of the stomodeum ». Elle se trouve au lieu « géométrique » où l'hypopharynx et l'épipharynx se réunissent pour former le tube stomodéal. En avant d'elle se trouve un « atrium préoral » (« preoral cavity », Snodgrass) s'ouvrant à l'extérieur par le « préstomum ». La partie antérieure de cet atrium, située immédiatement en arrière du préstomum et dont le labro-épipharynx forme le toit, est appelé « food meatus » et correspond à l'espace intergnathal proprement dit ; la zone postérieure de l'atrium préoral, correspondant au clypéus, est le cibarium. Ces définitions sont importantes pour la discussion des données anatomiques sur les Diptères.

Pour ce qui est des pièces buccales (fig. 20, 21, 23), tous les muscles ne sont pas d'égal intérêt pour nous. Le labrum est pourvu de deux muscles pairs s'attachant au front : l'un s'insère sur les tormae, l'autre est médian ; il y a de plus des muscles labro-épipharyngiens. Outre le muscle « hypopharyngien » spécial aux Blattides et à quelques Orthoptères, la mandibule possède trois muscles, qui sont : le muscle abducteur, s'insérant près de l'articulation externe et s'attachant aux genae, l'adducteur cranien, s'insérant à la base interne de la mandibule et s'attachant en partie au vertex et en partie aux genae ; enfin, le troisième muscle est le muscle adducteur tentorial s'insérant sur la partie molaire. — La musculature de la maxille est plus compliquée : il y a, pour le cardo, un muscle tentorial adducteur et un muscle cranien antagoniste, dont les origines se trouvent sur les postgenae. Le stipes n'a qu'un seul muscle propre, très puissant, il est vrai, qui est adducteur et se fixe au tentorium. Par contre, la lacinia en possède deux qui s'insèrent tous les deux à sa base : le muscle cranien adducteur se fixe aux postgenae à côté du muscle cardinal, l'autre se fixe sur le stipes, où se trouvent aussi les attaches des deux muscles du premier article des palpes et de celui de la galéa.

Le labium (fig. 16, 20, 62) se compose essentiellement de deux sclérites, qui sont d arrière en avant : le submentum et le prémentum. Ce dernier seul porte des insertions du muscle pair postérolatéral et du muscle pair antérolatéral se fixant tous les deux sur le tentorium, et du muscle pair médian s'attachant au submentum. Entre le submentum et le prémentum est souvent intercalé un sclérite appelé mentum, formant une sorte de charnière autour de laquelle pivote le prémentum. Celui-ci porte les palpes et les origines des deux muscles moteurs de l'article basal et du muscle moteur du deuxième article. En outre, le labium possède deux lobes pairs : la glossa interne et la paraglossa externe, mus chacun par un seul muscle, dont les origines se trouvent sur le prémentum. Rappelons aussi que le labium résulte de la fusion des secondes maxilles droite et gauche, dont les cardines sont représentés par le submentum, les stipites par le prémentum et les lobes par les glosses et les paraglosses.

Le suspensorium de l'hypopharynx enfin (fig. 23) est doté de deux muscles qui s'insèrent côte à côte sur les apophyses postérieures (« loral arms », Snodgrass) et se fixent l'un à la zone médiane, l'autre à la zone latérale du front : ils contribuent ainsi à définir cette région de la tête.

Source MNHN, Paris

Certaines formes d'*Orthopteroidea* présentent une multiplication des sutures : c'est le cas, p. ex., pour *Declicus albifrons* et *Anacrydium aegyplium* (STRENGER, fig. 7 et 1). Ces sutures dépourvues d'insertions musculaires ont, selon STRENGER (p. 5), pour rôle de renforcer la capsule aux endroits de plus forte traction.

Tels sont les éléments essentiels de la structure « orthoptéroïde » que nous avons jugé utile de rappeler au début de ce mémoire, car nous aurons constamment à nous y référer.

Source : MNHN, Paris

# III. MORPHOLOGIE CÉPHALIQUE ET BUCCALE DE QUELQUES TYPES DE DIPTÈRES

## A. LES NÉMATOCÈRES

### Tipuloidea : Tipula spec.

La morphologie des Tipulides n'a guére été étudiée ou ne l'a été que dans ses éléments squelettiques. Parlant de la maxille, Wesché (1904, p. 46 et pl. V, fig. 11) dit : « The median apodeme of *Tipula* are a fusion of the mandibles an the ventral, and of the cardines of the maxillae on the dorsal side. » Plus tard,

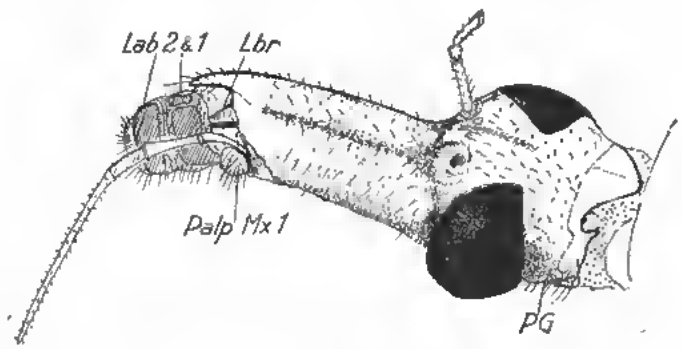



Fig. 1. — *Tipula sp.* — Vue extérieure de la tête, en hachuré la zone frontale.

Peterson (1916, p. 38 et fig. 277) émet une vue analogue : « The stipites of *Tipula*... are complety united along their mesal margins thus forming a single median piece. » Enfin, plus récemment, Weber (1933, p. 95) et Heddergott (1938) en mentionnent quelques particularités extérieures sans entrer dans les détails. Ils attachent pourtant à cette famille une grande importance théorique : « Les Tipulidés, dit en effet Weber, font transition aux Mécoptères » et Heddergott (p. 264) ajoute qu'une « lignée évolutive se manifeste, allant des Tipulides aux Muscides » et « les Tipulides ont une très grande ressemblance avec *Panorpa* », et il décrit rapidement (p. 266), pour étayer sa thèse, la structure extérieure du rostre de *Tipula*. A la suite de Wesché et de Peterson, Hendel (*in* Kükenthal, Hdb. Zoologie, p. 1781) dit brièvement : « Les stipites sont soudés. » Ces recherches étaient terminées, lorsque nous eûmes connaissance du mémoire de B. E. Rees et G. F. Ferris (1939) sur la morphologie extérieure de *Tipula Reesi* Alex. Ne tenant pas compte de la musculature, les auteurs américains interprètent différemment la structure : le sclérite ventral maxil-

Source MNHN, Paris

laire est, selon eux, homologue de « l'apodème » du muscle cranien de la lacinia, le sclérite axial labial représente le prémentum plus « apodème » ; le rostre est formé par « elongation of the clypeal and genal areas », la limite postérieure du clypéus étant imprécise par suite de l'absence de tentorium. D'après ces auteurs, la partie ventrale de rostre de *Dactylolabis montana* est membrancuse et les deux stipes sont indépendants.

L'importance qu'au point de vue de l'évolution Weber et Heddergott attachent aux Tipulidés et la diversité des interprétations de l'anatomie buccale nous ont incités à en entreprendre l'étude approfondie.

Morphologie céphalique. — La tête de la Tipule (fig. 1), d'une venue, présente deux régions distinctes : la capsule cranienne et le rostre. La capsule cranienne, largement ouverte à l'arrière, est une sorte de sphère, un peu

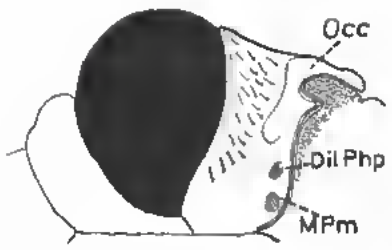



Fig. 2. — *Tipula sp.* — Vue de profil de la partie postérieure de la tête ; tracé des origines des M Dil Php.

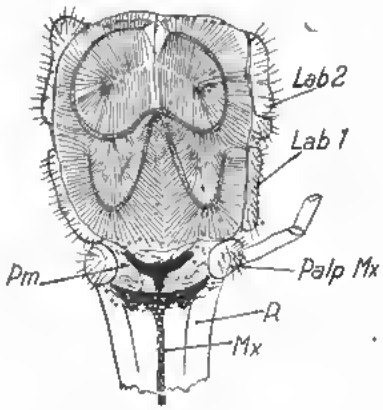



Fig. 3. — *Tipula sp.* — Vue ventrale des labelles étalés montrant les quatre troncs primaires des pseudotrachées et les troncs secondaires des pseudotrachéoles formant un réseau serré à la face interne des labelles.

aplatie ventralement et flanquée latéralement de deux calottes oculaires entre lesquelles s'insèrent les longues antennes ; elle se prolonge à l'avant par le rostre. De forme cylindrique, le rostre porte, à son extrémité antérieure tronquée, les palpes maxillaires insérés latéralement et le labellum, biarticulé et situé dans son prolongement. Entre les articles labellaires basaux et la pointe dorsale pubescente du rostre se trouve, enchâssé dans la membrane rostrale, un sclérite triangulaire, le labrum.

Entre la base des labelles, des palpes maxillaires et du labrum l'on aperçoit, dans la membrane rostrale ventrale, d'une part un sclérite transversal reliant les deux articles globuleux des palpes et d'autre part, plus en avant, un sclérite plus petit, arqué, en relation avec les articles basaux des labelles. L'un et l'autre sont d'autre part soudés chacun à un sclérite baculiforme interne (fig. 3, 5) ; ces sclérites constituent les éléments squelettiques de l'appareil maxillaire resp. de l'appareil labial. La transparence des parois rostrales permet en outre d'apercevoir la musculature de ces appareils ainsi que la

Source MNHN, Paris

puissante pompe cibariale, située dorsalement par rapport à la tige labiale, axiale.

APPAREIL BUCCAL : ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES ET MUSCULAIRES.

L'appareil buccal (fig. 4, 5, 9) est profondément modifié et seules les connexions musculaires permettent d'établir les homologies des divers éléments squelettiques représentés par les tiges internes et leurs parties externes signalées plus haut. Les mandibules font complètement défaut.

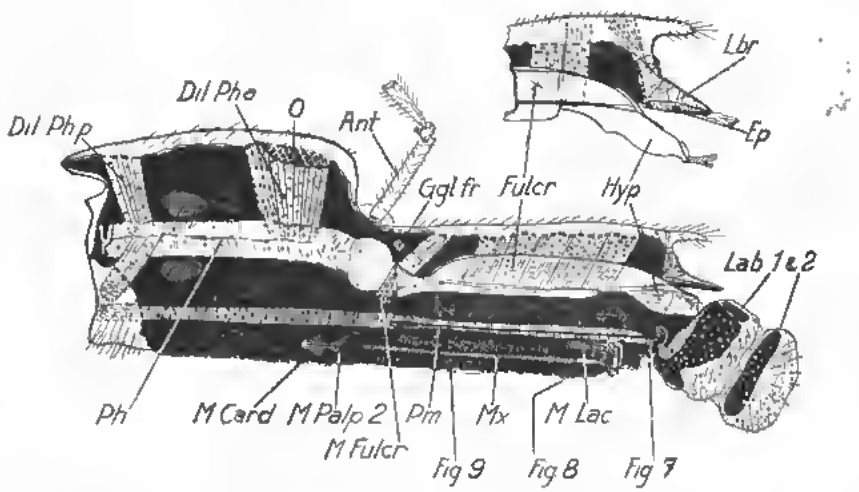


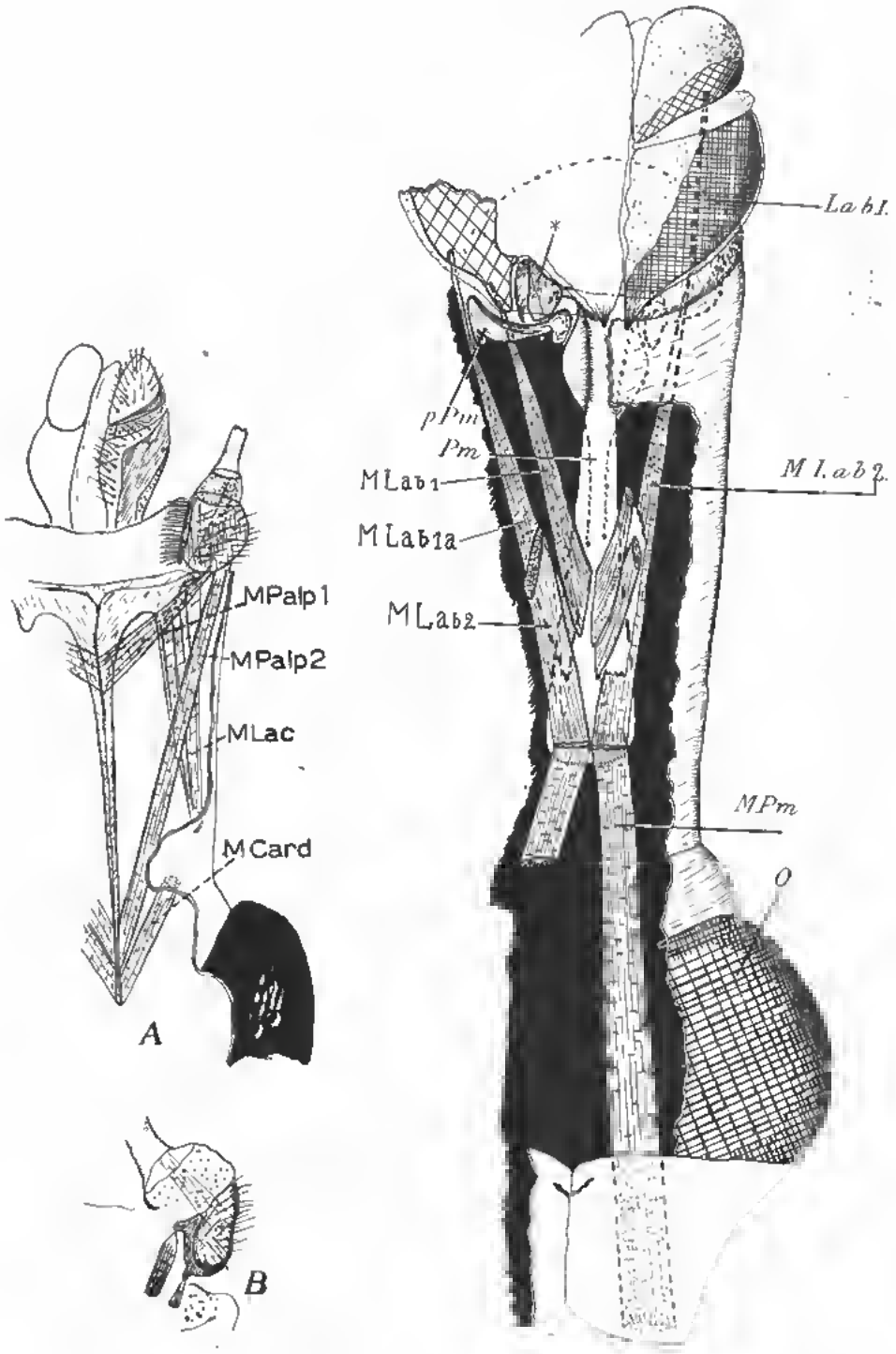

FIG. 4. — *Tipula sp.* — Vue d'ensemble de l'anatomie interne de l'appareil buccal, la paroi droite de la capsule et du rostre enlevée. Au-dessus, détails de la région antérieure. A l'hypopharynx se rattachent les troncs primaires des pseudotrachées ; la membrane dorsale des labelles est reliée à l'épipharynx. La musculature labio-épipharyngienne est indiquée. Membranes en pointillé.

LA MAXILLE. — L'appareil maxillaire (fig. 5 A, B) se réduit à un seul sclérite en forme de T dont la traverse, située à l'avant, est tout juste visible à l'extrémité du rostre (fig. 3).

La tige, située dans le plan sagittal, étroite et effilée, est fort longue et s'étend jusqu'à la partie médiane de la capsule céphalique. Sur des coupes transversales sériées d'avant en arrière (fig. 7-9) l'on peut suivre l'isolement progressif du sclérite en T : à l'extrémité antérieure du rostre, la traverse est superficielle et peu à peu les bords du rostre se rejoignent en dessous de la tige. Celle-ci est alors reliée à la paroi rostrale par une étroite bandelette en continuité avec l'assise cuticulaire interne. En outre l'épithélium, toujours très mince et à noyaux éparpillés, contourne la bandelette et la tige : celle-ci est donc extérieure à la cavité générale (Planches VIII, IX, fig. a-e).

La traverse (fig. 5 A) est au contraire large, à peu près rectangulaire et bombée. Elle est rattachée par une membrane au prémentum et à la base des labelles (fig. 6,4) et, latéralement, donne insertion à un muscle et s'articule à un appendice globuleux, externe celui-ci, et appelé « stipes » par les auteurs

Source MNHN, Paris




Source : MNHN, Paris

allemands ; cet appendice est, en fait, le premier article des palpes, le « palpifère » (fig. 1, 5), comme l'appelle WESCHÉ, et porte un flagelle de quatre articles allongés et cylindriques : le palpe maxillaire se compose donc de cinq segments.

La musculature de la maxille (fig. 5 A) n'a que quatre muscles pairs. Deux de ces muscles s'insèrent sur l'article basal du palpe et s'attachant à la tige du sclérite en T ; les deux autres relient ce sclérite à la paroi rostrale. Il y a en outre un muscle moteur du deuxième article du palpe, dont l'origine se trouve, comme dans le schéma « orthoptéroïde », sur la paroi du premier article (fig. 5 B).

L'un des deux muscles moteurs du sclérite (M Card, fig. 5 A 2) s'insère à l'extrémité postérieure de la tige ; son origine se trouve sur la paroi latérale du rostre, tout à la base de celui-ci ; ce muscle, relativement court, dirigé vers l'avant, est donc abducteur ou, plus exactement, protracteur. L'antagoniste (M Lac) a son insertion sur la traverse et, parallèle à la tige, vient se fixer sur la paroi rostrale un peu en avant du muscle protracteur. Les mouvements de ce sclérite ne peuvent être que de faible amplitude.

Les deux autres muscles, qui sont les muscles moteurs du palpe, s'attachent à la tige en avant du muscle protracteur (M Palp 1 et 2, fig. 5 A 8-9). Le premier, assez court et faible, disposé en éventail, s'insère, par un tendon assez long, sur l'apophyse médiane du sclérite de l'article basal (fig. 5 B) : il abaisse et écarte les palpes, est donc abducteur. L'antagoniste a son insertion sur l'apophyse interne du même article.

Comment interpréter cette architecture, à première vue si déconcertante ? Elle ne rappelle en rien, en effet, ni la structure typique « orthoptéroïde », ni celle de la maxille des Mécoptères (d'où WEBER fait dériver les *Tipuloidea*) ou des Diptères Brachycères ou Nématocères ! Et pourtant pour l'interpréter, nous devons en appeler à la disposition fondamentale « orthoptéroïde ». Chez les Blattidés, p. ex. (fig. 21 ; cf. SNODGRASS, 1944, p. 10 et sq. ; STRENGER, 1942, pp. 52 et sq.), le cardo est pourvu d'un muscle cranien (muscle cranio-cardinal, M Card) adducteur ou rotateur ; le stipes porte les origines de deux muscles moteurs de l'article basal des palpes (M Palp 1 et 2) et la lacinia est munie, en plus d'un muscle stipito-lacinial, d'un muscle cranien (muscle cranio-lacinial, M Lac), rétracteur ou adducteur.

Tous ces éléments se retrouvent chez *Tipula*, mais sont disposés différemment. Tout d'abord, il résulte des connexions du sclérite en T avec les palpes d'une part et du fait, d'autre part, qu'il porte les origines des muscles moteurs du palpe (M Palp 1 et 2) (fig. 5 A), que ce sclérite en T représente bien un

---

FIG. 5. — *Tipula sp.* — A : vue d'ensemble de l'appareil maxillaire ; B : détail de l'articulation du palpe ; C : vue d'ensemble du labium. — Mx : sclérite en T, branche transversale en partie inclinée (insertion du muscle), la tige représente les stipites droit et gauche soudés, sauf l'extrémité, cardinale. Le labium comprend le Pm axial en spatule, les deux articles du labellum, et leurs muscles ; l'articulation se fait par l'intermédiaire d'un sclérite plus ou moins triangulaire entre le labelle I et l'extrémité antérieure du Pm.

Source MNHN, Paris

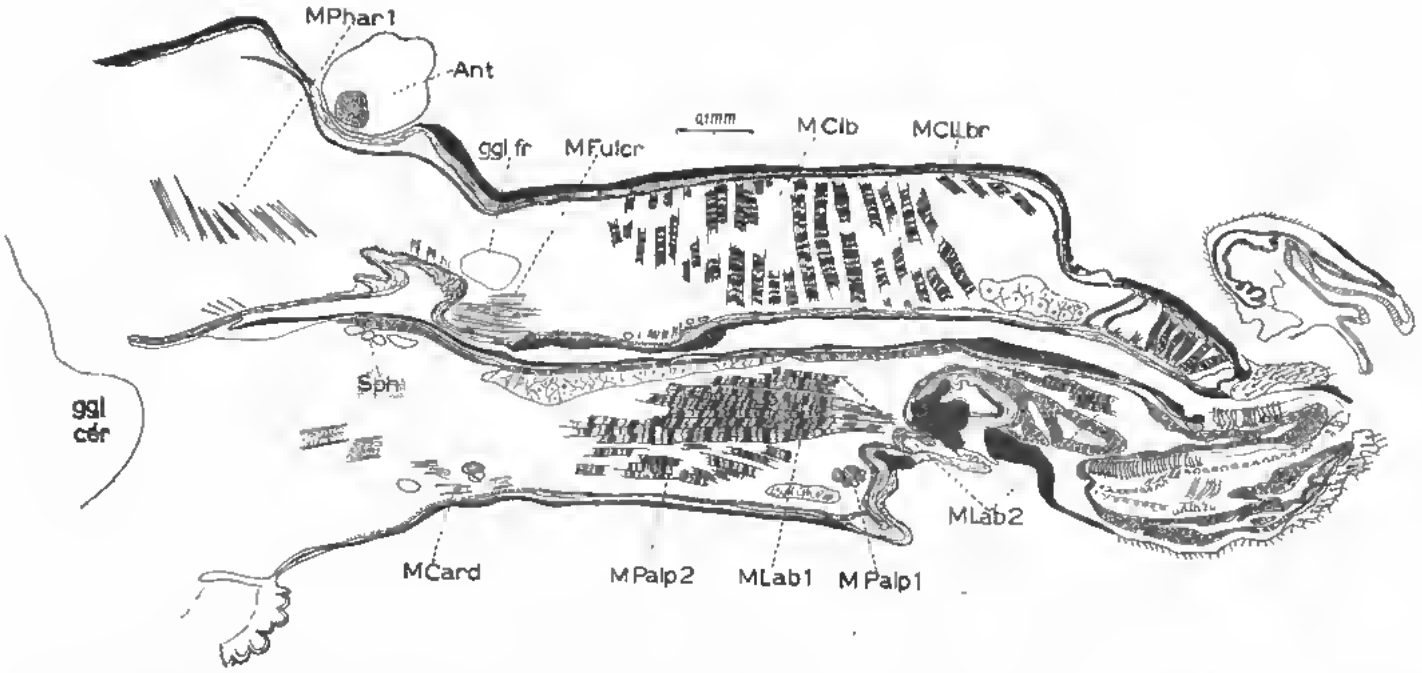



FIG. 6. — *Tipula sp.* — Coupe sagittale à peu près médiane passant par le rostre montrant les muscles de l'appareil buccal, le M. labro-épipharyngien, le labrum, etc. A droite la coupe passe par les labelles, l'épithélium (ponctué) et les pseudotrachées sont bien visibles à la partie inférieure de la coupe. Entre les labelles se trouve le labro-épipharynx joint au clypéus par une membrane. Près du muscle M Palp 1 (coupé transversalement), la coupe passe par le sclérite transversal de la maxille et, au-dessus, par le labium (Pm) ; les membranes reliant ces sclérites sont bien visibles. Les faisceaux des trois muscles labellaires forment un groupe compact.

Source : MNHN, Paris

élément maxillaire. De plus, les origines de ces muscles qui sont stipitales dans la disposition « orthoptéroïde » précisent la partie stipitale du sclérite, partie qui s'est considérablement allongée. Dès lors, l'extrémité postérieure représente le cardo et elle porte, comme dans le schéma orthoptéroïde, les insertions du muscle cranio-cardinal. Le troisième muscle, celui qui s'insère

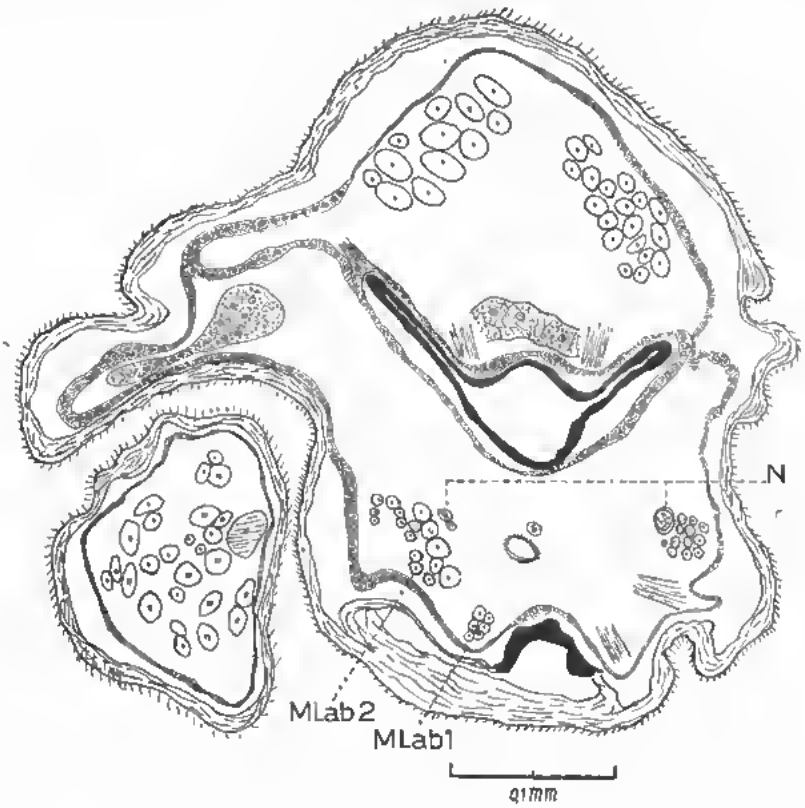



FIG. 7. — *Tipula sp.* — Coupe transversale passant par l'extrémité antérieure du rostre, au niveau du premier article du palpe maxillaire (à gauche). A côté du M Lab 1 l'extrémité antérieure superficielle du sclérite prémental ; au milieu de la figure, le cibarium (fulcrum) en gouttière à double fond ; au-dessus quelques fibres des Dil. Cib. Le canal salivaire et son (??) muscle sous le fulcrum. Les faisceaux des trois muscles du labellum forment un groupe compact.

sur l'extrémité de la traverse et qui a son origine, à côté du muscle cranio-cardinal, sur les parois latérales du rostre, qui est donc un muscle cranien, est le muscle cranio-lacinial et son aire d'insertion délimite la partie laciniale du sclérite. En résumé, l'élément squelettique impair des maxilles de *Tipula* est homologue du corps et du lobe interne de la maxille typique. Il résulte de la fusion des stipites et des cardines droits et gauches, les lobes restant pairs. La musculature, symétrique par rapport au stipes, est réduite à l'essentiel : un muscle cranio-cardinal abducteur ou protracteur, et un muscle

Source MNHN, Paris

cranio-lacinial antagoniste, plus les deux muscles moteurs de l'article basal des palpes.

Le labium. — Le labium (fig. 5 C), lui aussi d'une architecture assez spéciale, comprend les labelles biarticulés visibles à l'avant du rostre et une tige interne plus ou moins axiale.

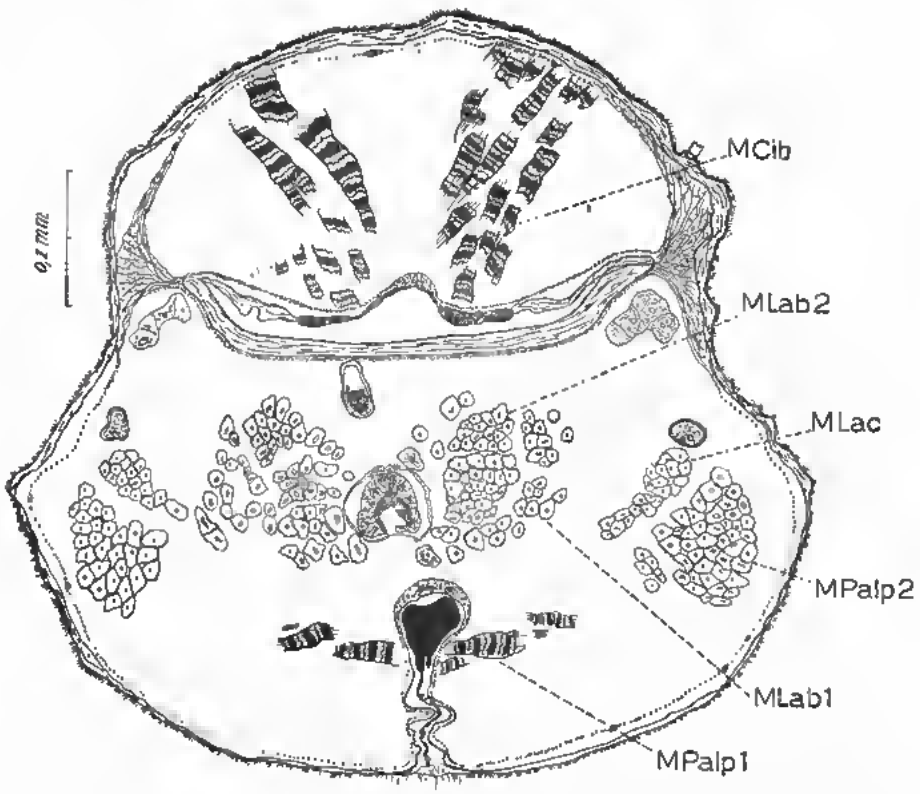



Fig. 8. — *Tipula sp.* — Coupe transversale passant par le rostre au niveau de l'origine du M Palp 1 et en arrière de la branche transversale du sclérite de la maxille. Remarquer la forme du labium, les situations respectives du prémentum et de la tige des maxilles soudées (= stipites). Entre les muscles M Lab 1, le prémentum ; en dessous, les stipites et la fine membrane les reliant à la paroi rostrale. A ce niveau, le fulcrum n'est sclérifié que dans la partie médiane du plafond sur laquelle s'insèrent les dilatateurs cibariaux (M. Cib.). Les parties latérales du fulcrum sont rattachées aux parois rostrales par une sorte de syncytium d'aspect épithélial. Sous le cibarium, le canal salivaire. Quelques groupes de cellules adipeuses à droite et à gauche du fulcrum. Le reste comme à la figure 7.

Les deux articles du labellum (fig. 1, 3, 4), en grande partie membraneux et richement dotés de soies sensorielles, sont soutenus du côté latéroventral et ventral par un large sclérite. Les deux articles d'un même côté sont réunis entre eux par une membrane et avec ceux du côté opposé par une fine pellicule dorsale en continuité avec l'épipharynx. Ventralement les labelles laissent apparaître, dans la fine membrane qui les double intérieurement, les

Source MNHN, Paris

quatre gros troncs des pseudotrachées qui convergent vers un orifice commun central par où ils se rattachent à l'hypopharynx et qui donnent naissance sur les labelles à un réseau serré de « pseudotrachéoles » perpendiculaires aux troncs principaux, plus fines sur les articles basaux et légèrement plus grosses sur les articles terminaux (fig. 3). L'articulation au prémentum (fig. 5 C) se fait par l'intermédiaire d'un sclérite triangulaire intercalaire qui est

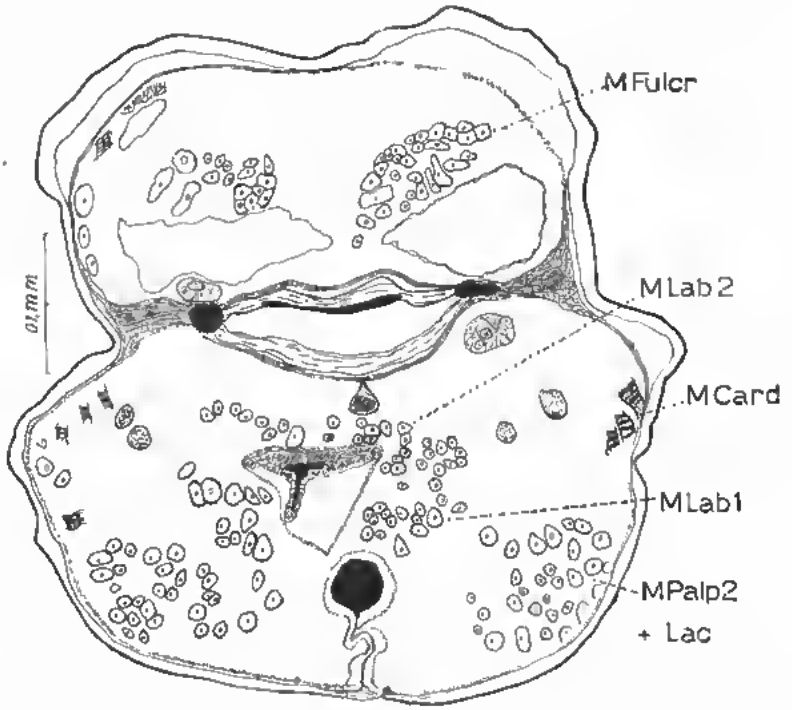



FIG. 8. — *Tipula sp.* — Coupe transversale passant par la base du rostre. Origine du M Card. ; labium (Pm) en forme de T, entouré des M Lab Ia. Sous le fulcrum deux sacs trachéens. Le reste comme aux figures 7 et 8.

relié par une membrane d'une part au bord antérieur du prémentum et, d'autre part, au sclérite de l'article labellaire basal se rétrécissant brusquement à la base comme pour former un condyle.

Le prémentum (fig. 4, 5, 7, 9) est une sorte de tige, située à peu près dans l'axe du rostre dont seule l'extrémité antérieure est visible sous la membrane la reliant au stipes. On y distingue, fixés à la tige, de part et d'autre deux sclérites superficiels « paraprémentaux », en arceau ouvert dorsalement, appelé « kappa » ( « k » ) par PETERSON (p. 45) ; en avant de ceux-ci, la tige du prémentum s'élargit légèrement et le bord antérieur faiblement concave se prolonge par deux courtes apophyses articulaires signalées plus haut. L'extrémité postérieure est régulièrement élargie en spatule et porte une



Source MNHN, Paris

crête ventrale pour les insertions et les origines musculaires. Le profil de l'extrémité antérieure est assez tourmenté (Pl. VII d).

La musculature (fig. 5 C, 7-9, Planche VII) comporte quatre muscles pairs, à savoir les deux muscles du premier labelle, le muscle du deuxième labelle, et le muscle cranio-prémental (M Pm) rétracteur de l'ensemble et dont l'origine se trouve au fond de la capsule céphalique (fig. 2, 3, 6). L'insertion du muscle adducteur du premier labelle (M Lab 1) se trouve sur le sclérite de cet article, du côté interne, près de l'articulation avec le prémentum ; l'origine de ce muscle se trouve à peu près au milieu du prémentum. Le muscle antagoniste (M Lab 1a), dont les faisceaux sont adossés à ceux du M Lab 2, s'insère sur le sclérite du premier labelle en dehors de celui du muscle adducteur ; son origine se trouve sur le prémentum, un peu en avant de l'extrémité postérieure. Le troisième muscle labellaire (M Lab 2) a son insertion sur le sclérite du deuxième muscle ; son origine sur le prémentum est terminale.

D'après ce qui vient d'être exposé, les homologies du labium de *Tipula* sont, nous semble-t-il, certaines : le sclérite en spatule est le prémentum (au sens de Snodgrass), car il porte d'une part les labelles et d'autre part les origines des trois muscles labellaires et l'insertion d'un muscle cranien (le deuxième muscle cranio-prémental, rétracteur, et le muscle médian submento-prémental orthoptéroïdes ayant disparu). Quant aux sclérites para-prémentaux superficiels, ils sont difficilement homologables par suite de l'absence de toute musculature ; Peterson (1916, p. 45, fig. 388) les identifie à un « independent sclerit » situé entre le prémentum (qu'il appelle theca) et le squelette labellaire ou furca, et connu sous le nom de « kappa ». Cette homologie nous semble être fausse, car, chez *Tabanus*, « kappa » représente un sclérite de l'article basal du labellum.

Les stylets impairs ; le cibarium ; le pharynx. — Le labro-épipharynx et l'hypopharynx (fig. 1, 4, 6) sont réduits à de très courts appendices prolongeant le rostre près de la base des labelles. Le labrum est triangulaire, faiblement bombé, relié au clypéus par une membrane. L'épipharynx, auquel se rattachent les membranes dorsales des labelles, est un sclérite étroit à la face interne du labrum. Des faisceaux musculaires radiaires isolés labro-épipharyngiens soulèvent l'épipharynx. Un muscle clypéo-labral impair s'insère par un long tendon sur le labrum et, s'épanouissant en éventail, se fixe sur le clypéus entre les dilatateurs cibariaux et la base de la pointe rostrale.

L'hypopharynx, dans l'ensemble quadrangulaire, un peu bombé, apparaît comme le prolongement ventral du fulcrum ; il porte à l'avant une sorte d'apophyse ventrale où s'attachent les troncs primaires des pseudotrachées (fig. 4) et qui est percée d'un orifice pour le passage du canal salivaire. Ce dernier présente sous l'hypopharynx un très faible renflement (? ? soupape) sur lequel s'insèrent, semble-t-il, quelques fibres musculaires, difficilement reconnaissables, s'attachant d'autre part au fulcrum en arrière de l'hypopharynx, le canal lui-même est impair, la fusion des deux conduits se faisant dans la tête, en arrière des ganglions cérébroïdes. L'hypopharynx, le labro-

Source MNHN, Paris

épipharynx et le fulcrum ont un point de jonction commun (fig. 4) ; cette disposition rappelle celle réalisée chez *Tabanus*.

Le fulcrum (fig. 4, 6-9) (Planches VII, VIII, IX), sorte de gouttière à double fond, fait suite à l'atrium intergnathal et s'étend dans toute la longueur du rostre. Comme chez les formes évoluées, il constitue la cavité cibariale, c'est-à-dire la partie du canal alimentaire située immédiatement en avant de la bouche « morphologique ». Le « plafond » et le « plancher » sont directement en rapport l'un avec l'épipharynx, l'autre avec l'hypopharynx dont ils constituent les bases internes. Les parois latérales de la gouttière, peu élevées, se rattachent à la paroi rostrale par une sorte de syncytium d'aspect épithélial dans lequel l'épithélium fulcral se confond avec l'épithélium cuticulaire. Dans sa partie antérieure, ce fulcrum a la forme d'un V ; plus en arrière, il s'aplatit et s'évase et les parois latérales diminuent brusquement de hauteur, tandis que le « plancher » se redresse et s'étire en deux petites cornes obtuses, les apophyses fulcrales postérieures. C'est là que, par une sorte d'ampoule membraneuse, prend naissance le tube digestif proprement dit (fig. 4) : c'est là aussi que se trouve la bouche « morphologique » telle que la définit Snodgrass. Les parois du pharynx, qui lui fait suite, sont scléri fiées.

La musculature de cet ensemble, fulcrum et pharynx, comprend deux groupes d'inégale importance de dilatateurs vibariaux, les muscles fulcraux et les dilatateurs du pharynx (fig. 4).

Les faisceaux du premier groupe des dilatateurs cibariaux, à peu près perpendiculaires au fulcrum, s'insèrent au fond de la gouttière et s'attachent à la paroi du rostre. Ceux du deuxième groupe sont peu nombreux et de direction oblique vers l'arrière, se fixent sur les côtés du rostre et s'insèrent sur le plafond de la cavité cibariale au niveau de la partie redressée du fulcrum. En arrière de ce groupe se trouve le ganglion frontal, qui, selon Snodgrass, départage les dilatateurs cibariaux et les dilatateurs pharyngiens antérieurs. Les aires d'origine de ces deux groupes de dilatateurs cibariaux délimitent la région clypéale dorsale.

Sur les apophyses fulcrales postérieures (fig. 4) s'insèrent quelques fibres musculaires (muscle cranio-fulcral, M Fulcr 1), qui se dirigent vers l'avant et le bas pour se fixer à côté du muscle cardinal. Il ne semble pas que le deuxième muscle cranio-fulcral (M Fulcr 2) du schéma orthoptéroïde existe.

Deux pompes pharyngiennes très puissantes (fig. 4) se trouvent sur le trajet céphalique du tube digestif : l'une est dite précérébroïde, ses muscles sont disposés en V et s'attachent sur la zone interoculaire ; l'autre est postcérébroïde et pourvue de trois muscles impairs disposés en $\lambda$, dont l'un s'attache au sommet de la tête et les deux autres sur la paroi postérieure, à côté du muscle prémental.

### Quelques autres types de *Tipuloidea*.

La structure de la tête de *Tipula* est spéciale à ce genre. En effet, les autres représentants de ce groupe (dont nous n'avons pu examiner que des spéci-

Source MNHN, Paris

mens desséchés) n'ont pas le rostre aussi allongé que *Tipula*. C'est ainsi que deux genres de la sous-famille des *Tipulinae* (*Clenophora* et *Pachyrrhina*) ont un rostre très court, mais de même structure que celui de la Tipule. Les Limnobiidés (*Poecilostola*, *Pedicia*), par contre, ont une structure différente et plus « normale ». Le rostre court et trapu est entièrement membraneux. La paroi ventrale de la capsule céphalique (fig. 11) est plus ou moins membraneuse, surtout dans la zone antérieure. Par transparence, l'on aperçoit les maxilles dont les stipites sont indépendants en grande partie, mais soudés

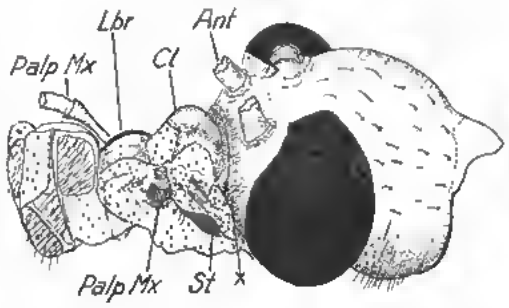



FIG. 10. — *Pedicia sp.* — Vue de la tête. Clypéus bombé et court, labrum relativement grand. Le signe × indique l'origine des M Card et M Lac, dont les fibres se fixent côte à côte sur une apophyse interne. Les membranes sont grossièrement ponctuées, les sclérites hachurés. Comparer avec la figure 1.

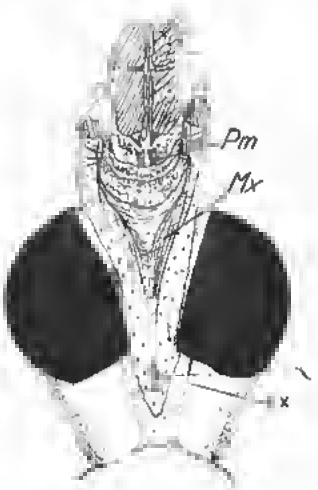



FIG. 11. — *Pedicia sp.* — Région ventrale de la tête. A l'avant les deux sclérites prémentaux, contigus, mais indépendants, courts. Les stipites sont indépendants à l'avant, soudés à l'arrière en une mince baguette portant l'origine du M Palp. Les zones membraneuses (grossièrement ponctuées) s'étendent sur de grands territoires de la région ventrale. Le signe ×× indique l'origine du M Palp 2.

à l'arrière en une fine baguette qui comprend aussi une partie cardinale. Sur cette baguette s'insère le muscle palpaire. Les palpes maxillaires sont insérés latéralement sur le rostre. Tout à l'extrémité antérieure, près de la ligne médiane, transparaissent deux courtes baguettes assez fortement chitinisées et indépendantes : ce sont les sclérites du labium. Ils portent d'une part les labelles, d'autre part les muscles habituels. Du côté dorsal du rostre se trouve le clypéus très court et bombé, isolé de la capsule par la suture clypéo-frontale. En avant de lui, se trouve le labrum, relativement grand. La musculature buccale est identique à celles de la Tipule ; les muscles lacinial et cardinal ont leurs origines près de la suture clypéo-frontale (fig. 10), comme nous avons pu le constater sur des spécimens de *Pedicia rivosa*,

Source MNHN, Paris

## Interprétation de la structure morphologique de *Tipula spec.*

Rappelons d'abord la structure orthoptéroïde de la tête orthognathe. Nous y rencontrons d'arrière en avant : l'étroit postocciput, qui entoure le foramen, la suture postoccipitale, l'occiput, dont les parties latérales sont appelées postgenae ; puis, au sommet de la tête et s'étendant de part et d'autre de celui-ci, le vertex, portant les yeux et les antennes et dont les parties latérales sont appelées genae. Dans la région faciale médiane se trouve le front, délimité du clypéus, situé plus en avant, par la suture épistomale. Sous le foramen, intercalé entre les parties latérales post-occipitales, se trouve le submentum, sclérite labial, portant le mentum et le prémentum. Chez l'adulte, ces divers territoires sont définissables par les origines musculaires.

La prognathie, chez les Tipules, retentit profondément sur l'architecture générale de la tête et plus spécialement de la région ventrale, entièrement sclérifiée. La partie postérieure de cette région, correspondant à la capsule céphalique proprement dite, est constituée selon Weber (1935, p. 112) par « les parties basales du labium et les postgenae réunies ventralement en arrière du submentum », comme, dit-il, « chez les Mécoptères ». En fait, la structure de la tête, et singulièrement de cette zone, est plus complexe,

La tête de la Tipule comprend deux parties nettement tranchées : la capsule céphalique et le rostre, dont nous avons donné plus haut la description.

La région postoculaire dorsale de la capsule céphalique (fig. 1, 2) est prolongée vers l'arrière par un sclérite trapézoïdal surplombant la membrane du cou, assez nettement séparé en deux par une suture transversale. Comme le muscle vertical de la pompe pharyngienne postérieure s'attache à la zone antérieure de ce sclérite, cette zone peut être homologuée au vertex ; la zone postérieure représente l'occiput et la suture tranversale est la suture occipitale (Occ., fig. 2). Latéralement cette dernière et l'occiput s'étendent jusqu'à la zone d'attache des deux muscles latéraux de la pompe pharyngienne postérieure (Dil Ph p., fig. 2).

Le bord latéral du foramen porte dorsalement une profonde encoche et un fort éperon pour l'articulation du sclérite nucal. Débutant à ce niveau (fig. 2), parallèle au bord du foramen et se prolongeant jusqu'à la zone d'origine du muscle cranio-prémental, se trouve, à faible distance du bord du foramen, la suture postoccipitale et l'étroite zone ainsi délimitée et latérale au foramen est le postocciput, dont la limite ventrale est imprécise. Il résulte de plus de cette disposition que, chez les formes dépourvues de tentorium (c'est le cas pour *Tipula*), le muscle prémental (typiquement fixé au tentorium) devient cranien et reporte son origine à la base de la suture postoccipitale.

Vers l'avant, le vertex semble s'étendre jusqu'à la base du rostre, englobant, comme dans la disposition orthoptéroïde, les yeux et les antennes, mais ne comprenant pas une étroite zone sagittale, frontale (hachurée sur

Source MNHN, Paris

la fig. 1). Les parties latérales de cette aire (genae d'après la disposition orthoptéroïde) s'étendent du côté ventral et forment avec les postgenae une sorte de gula présentant, au moins dans sa partie postérieure, une suture gulaire bien apparente et bifurquée (fig. 2, 5 C). Les genae et les postgenae forment ainsi la partie interoculaire ventrale et, plus en avant, la partie entre la base de l'antenne et l'œil où se trouvent les origines des muscles cardinal et lacinial (M Card et M Lac, fig. 5 A), de même que les parties ventrales correspondantes ; elles font ainsi transition vers le rostre. Le front (zone hachurée, fig. 1) semble se réduire à une étroite zone sagittale interoculaire et interantennaire dorsale, s'élargissant vers la base du rostre ; c'est là que se trouvent les origines des muscles dilatateurs pharyngiens antérieurs.

En résumé, la capsule céphalique proprement dite comprend dorsalement, depuis la base des antennes jusqu'au foramen, la zone sagittale frontale, le vertex, la suture occipitale, l'occiput ; latéralement, de part et d'autre des yeux, les genae, puis les postgenae et l'étroite zone postoccipitale ; ventralement, la zone gulaire génale et postgénale. Ces dispositions sont en relation avec la prognathie de la tête et s'établissent suivant le même processus que chez les Coléoptères, chez lesquels les parties latérales du vertex, de l'occiput et du postoccipul s'étendent ventralement et se soudent « en arrière du submentum » (cf. Weber, 1933, p. 122, fig. 108). Mais cette gula n'englobe pas le submentum comme l'affirme Weber (l. c.). Car, il nous semble plutôt que la suppression du submentum en tant que sclérite est fréquente chez les Diptères, et que, de plus, pour ce qui concerne *Tipula*, la formation du rostre a provoqué une translation importante des appendices gnathaux. La région gulaire du *Tipula* ne comprend donc pas d'éléments labiaux.

Quant au rostre, il est constitué dans sa région dorsale par le clypéus, tel que le définit Snodgrass : car cette région se trouve en arrière du labrum d'une part et d'autre part elle porte les origines des dilatateurs cibariaux (fig. 4, 6). Les zones marginales du clypéus s'étendent jusqu'à la face ventrale : elles forment donc non seulement les côtés du rostre, mais encore la paroi ventrale, où elles se rejoignent le long de la ligne sagittale. Le rostre de la Tipule résulte donc d'un étirement du clypéus et, dans une certaine mesure, des parties gnathales avoisinantes, étirement combiné à une poussée dorso-ventrale. Les pièces buccales cédant à cette poussée à la fois latérale et verticale se sont déplacées vers l'intérieur du rostre, le prémentum se plaçant dans l'axe et les stipes et les cardines, s'étant soudés, occupant la ligne sagittale ventrale. L'anatomie du rostre des Limnobiides (*Pedicia*), brièvement exposée plus haut (p. 185), corrobore cette hypothèse. Fait remarquable, le rostre de *Panorpa* s'est formé, selon Heddergott, par étirement du clypéus et des parties basales avoisinantes des appendices gnathaux ; mais il n'y a pas eu de poussée latérale.

Source MNHN, Paris

## Conclusions.

Les formes primitives du groupe des *Tipuloidea* ressemblent beaucoup, quant aux structures étudiées, aux types non piqueurs des autres Nématocères. En effet, le rostre des formes telles que les Chironomes (*Prodiamesa*) est très semblable à celui des Limnobiidés, sauf que les maxilles y sont franchement indépendantes l'une de l'autre. Une évolution plus poussée se fait chez les formes piquantes, chez lesquelles les stylets pairs et impairs s'allongent. Le labium conserve néanmoins sa structure primitive et fondamentale comportant un submentum, un prémentum et un labellum biarticulé ainsi que les muscles suivants : le cranio-prémental, les deux antagonistes du premier labelle (M Lab 1 et 1a, et le muscle du deuxième labelle (M Lab 2). De consistance molle, ce labium est toujours impropre à la piqûre (cf. Imms, Snodgrass et p. 257, fig. 62).

Quant aux rapports des Nématocères dans leur ensemble et des Mécoptères, ils nous semblent être des rapports de convergence. En effet, les Mécoptères (Weber, 1933, p. 90 et sq.), dont la caractéristique essentielle est l'allongement en rostre de la région clypéale et des éléments basaux des appendices gnathaux (stipes, mandibule), comprennent des types « lécheurs » (*Panorpidae*), chez lesquels les lobes maxillaires (galéa et lacinia), courts et trapus, sont du type broyeur, et d'autre part, des types « piqueurs » (*Bittacus*), chez lesquels les lobes maxillaires, la mandibule et le labrum sont styloïdes, tout en conservant la disposition générale du plan d'organisation des Mécoptères.

Ces deux groupes « neuroptériformes », les Nématocères et les Mécoptères, semblent, plutôt que dériver l'un de l'autre, se rattacher séparément à une forme ancestrale commune à partir de laquelle ils auraient évolué, chacun suivant ses potentialités propres.

Pour ce qui concerne les *Tipuloidea* plus spécialement, ils ne sauraient faire « transition » aux Mécoptères, comme l'affirment Weber et Hedder-gott (l. c.). Ils sont plutôt un rameau, détaché dès la base, du phylum des Nématocères et ont suivi une évolution orthogénétique propre allant des Limnobiides aux Tipulides et dont le terme est *Tipula*.

## Résumé.

La structure de l'appareil buccal et de la tête de la Tipule est, par rapport aux autres Nématocères, très spéciale par suite de la fusion et des translations des éléments. Les autres formes tipuloïdes présentent néanmoins une structure plus normale.

1) La tête de la Tipule comprend une capsule céphalique à peu près sphérique et un rostre très allongé portant à l'avant les labelles et les palpes maxillaires.

2) Le labium présente un prémentum baculiforme interne et un labellum à deux segments (Labelles I et labelles II) nettement individualisés, alors que, chez les autres Nématocères, il comprend en outre un submentum plus ou moins développé, baculiforme, mais dépourvu de muscles.

Source MNHN, Paris

3) La musculature du labium de *Tipula* comprend quatre muscles pairs : le muscle cranio-prémental rétracteur de l'ensemble, les trois muscles moteurs du labellum, M Lab 1, M Lab 1a et M Lab 2. Il lui manque le muscle homologue du muscle submento-prémental orthoptéroïde. Ces quatre muscles sont généralement présents chez les autres Nématocères.

4) La maxille a la forme d'un sclérite en T, en grande partie interne, mais de situation plus superficielle que le prémentum ; la traverse est seule visible à l'avant du rostre. Cette conformation résulte de la fusion des stipites et des cardines droits et gauches. La musculature est réduite : le muscle stipital manque ; les autres muscles, pairs, sont : les deux muscles moteurs du premier article du palpe dont l'aire d'origine délimite la zone stipitale sur la branche droite du T d'une part et d'autre part le muscle cranio-lacinial et le muscle cardinal, fixés à la base du rostre. La branche transversale du sclérite en T représente les laciniae, la branche droite les stipites et, à l'extrémité, les cardines. Le « stipes » des auteurs allemands (Weber, 1933) est le premier article du palpe.

5) Les mandibules font défaut.

6) Les pompes cibariale, pharyngienne antérieure et pharyngienne postérieure sont normalement constituées.

7) La structure du rostre, de la maxille et du prémentum résulte d'une poussée dorso-ventrale, jointe à un allongement du clypéus dont les bords se rejoignent sur la ligne sagittale ventrale, rejetant à l'intérieur les maxilles et le prémentum.

8) Les *Tipuloidea* sont un rameau détaché du phylum des Nématocères ayant évolué à part et ne pouvant faire « transition » aux Mécoptères. Les Mécoptères et les Nématocères descendent d'une forme ancestrale commune.

## B. LES BRACHYCÈRES ORTHORRAPHES : LE TAON ET LE BOMBYLE

### *a*) **Tabanus bovinus L.**, *femelle*.

Comme les Nématocères, les Taons présentent dans la structure de l'appareil buccal et dans le régime alimentaire un dimorphisme sexuel très prononcé. Les femelles seules, en effet, possèdent l'armature buccale complète et piquent les mammifères pour en « boire le sang ». Les mâles, au contraire, ne se nourrissent que de sucs végétaux.

L'appareil vulnérant des Tabanides a fait l'objet de plusieurs travaux traitant soit un organe isolé, soit l'ensemble de l'appareil buccal ; souvent aussi, la morphologie externe est seule décrite. Parmi les premiers, il faut mentionner les travaux de Lindner (1919), de Vogel (1921) et d'Imms (1944, p. 32 et sq., fig. 9) qui décrit sommairement la maxille et le labium. Parmi les autres, il n'y a guère à citer que le mémoire déjà ancien de Hansen (1883, p. 59-98), écrit en danois, avec, en latin, un résumé très sommaire et les explications des figures ; le mémoire de Bromley (1924) ne décrivant que la morphologie extérieure ; enfin le mémoire tout récent de Snodgrass (1944, p. 61-64) donnant la disposition fondamentale de l'appareil, mais négligeant certains détails. Et Hendel (*in* Kükenthal, Hdb. Zool., p. 1734 et sq., fig. 1859) consacre, dans le chapitre relatif aux Diptères, quelques lignes à la morphologie céphalique des Taons. Dans tous ces mémoires d'ailleurs (celui de Bromley excepté), les Tabanides n'occupent pas la place la plus importante. Surcouf et Seguy, dans leurs travaux descriptifs, ne mentionnent que les particularités de la tête intéressant le systématicien

Source MNHN, Paris

et la détermination. Nous croyons donc utile de reprendre l'étude de la morphologie externe de la tête et de l'appareil buccal, donnant d'emblée l'homologie des différentes zones telle que nous la concevons, en réservant pour plus tard la démonstration.

Chez la femelle, dont nous parlerons d'abord, nous trouvons tous les stylets pairs : la mandibule, la maxille munie d'un palpe biarticulé, le labium trapu et mou ; et, en fait de stylets impairs, le labro-épipharynx et l'hypopharynx. Le tentorium est bien développé.

Morphologie céphalique. — La forme générale de la tête orthognathe des Taons (fig. 28) est une calotte, dont le plan est « matérialisé » par la paroi

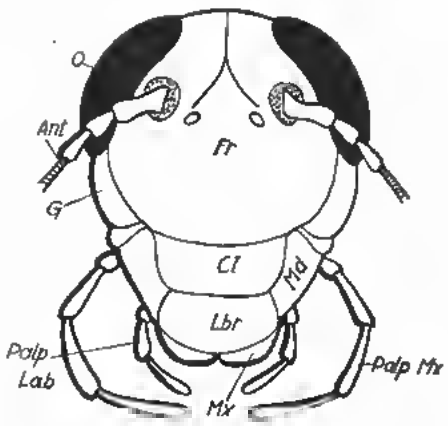



Fig. 12. — *Blatta orientalis*. — La tête vue de face. La figure montre les divers territoires céphaliques et les sutures les délimitant (d'après Strenger, mod.).

postérieure légèrement convexe. L'architecture est dominée par le grand développement des yeux, qui, enchâssés dans leur sclérite limité par la suture oculaire à crête interne, occupent la plus grande partie de la région antérieure, ne laissant libre entre eux qu'une étroite zone interoculaire (appelée front par Hendel et par d'autres auteurs) densément pubescente, les callosités exceptées (fig. 13, 15). Cette zone est sillonnée de plusieurs lignes faiblement saillantes, dont deux délimitent au sommet de la tête une zone triangulaire, enjambant la paroi postérieure (« cerebrale » p.p. Hendel) représentant le vertex (fig. 17). Vers le bas (fig. 13, 15), les yeux s'écartent, et la région « faciale », portant les antennes, s'élargit : c'est le triangle « frontal » (Surcouf), le « front » (Snodgrass). Limitée en avant par la suture épistomale, elle correspond p.p. au front « orthoptéroïde ». La suture épistomale (fig. 13, 15), en forme d'U ouvert vers l'avant, est un profond sillon qui relie les racines antérieures du tentorium et délimite entre ses trois branches la « face » ou « l'épistome » (Surcouf) que, à la suite de Snodgrass, nous appelons territoire clypéal ou clypéus. Deux sillons longitudinaux, intérieurs à la précédente, partent du labrum et, correspondant à deux arêtes internes (« cly-

Source : MNHN, Paris

peal ridges », SNODGRASS), délimitent une petite zone « centroclypéale », appelée « median plate of clypeus » par SNODGRASS et « epistoma » par HANSEN. Latéralement se trouvent les genae ou joues.

Quant à la paroi postérieure (fig. 17), que nous décrirons plus en détail plus loin (p. 210), elle est, à notre avis, constituée, en grande partie, par les genae.

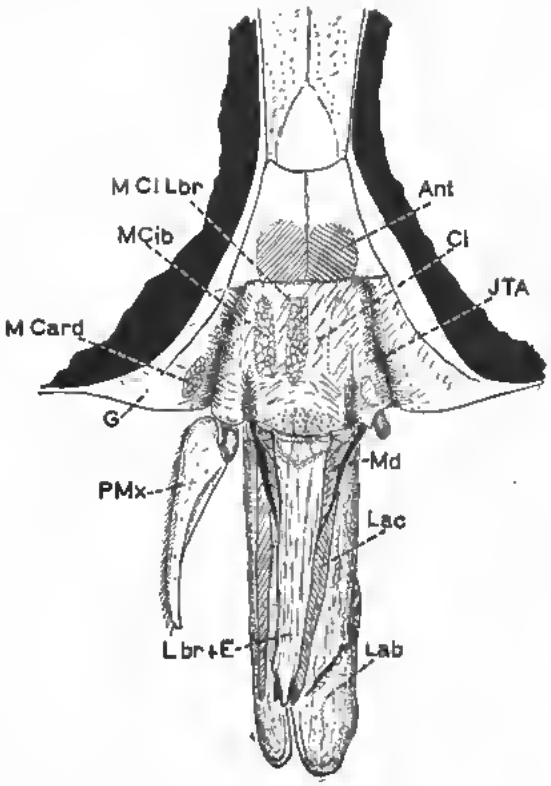



FIG. 13. — *Tabanus bovinus* ♀. — Vue de la région clypéale et de la trompe. Trace des origines musculaires. Des ITA part la suture épistomale délimitant le territoire clypéal ; près de la base des Md part le sillon longitudinal (« clypeal grooves », SNODGRASS) délimitant le centroclypéus, sur lequel se trouvent les origines des Dil. Cib. La « callosité frontale » se trouve au-dessus des antennes.

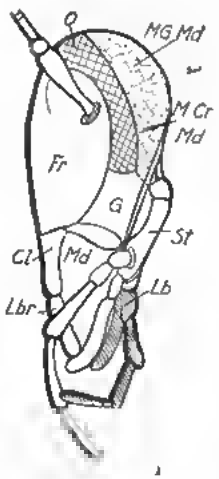



FIG. 14. — *Bl. orientalis*. — Tête, vue de profil ; trace des origines du muscle mandibulaire (d'après STRENGER).

Au sommet se détache, nettement délimité, le vertex postérieur (« cerebrale », HENDEL). La région en avant du foramen (fig. 17) est membraneuse : c'est le « postmentum » de SNODGRASS ou l'« hypostoma » de HANSEN ; une sorte d'étroite bandelette chitineuse postgénale, appelée « hypostoma » par SNODGRASS, relie les racines postérieures ventrales du tentorium et représente la gula proprement dite.

La charpente interne de la tête (fig. 19, 22) est formée par le tentorium comprenant deux piliers disposés en V, contigus à leurs bases et reliés par

Source : MNHN, Paris

une membrane sclérifiée translucide ; le pilier antérieur est dirigé obliquement vers le clypéus, le postérieur à peu près vertical. Les traces de l'invagination sont nettement visibles à la suture épistomale et près du foramen. Le tentorium, plus grand que celui des Syrphides, porte les origines de plusieurs muscles buccaux.

L'APPAREIL BUCCAL : ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES ET MUSCULAIRES. — L'appareil buccal comprend d'une part la région clypéo-rostrale et d'autre part la trompe ou haustellum formé par les stylets pairs (mandibule, maxille, labium) et impairs (labro-épipharynx, hypopharynx) renfermant l'atrium intergnathal,

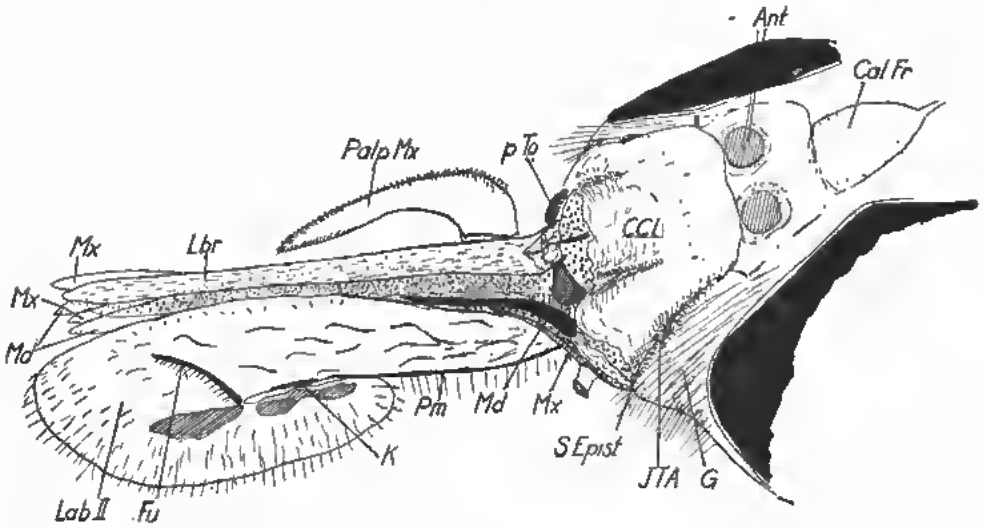



FIG. 15. — *T. bovinus*. — Région antérieure de la tête et trompe, vues de profil ; détails de l'articulation de la mandibule. pTo, sclérite paratormal ; EpS, suture épistomale.

qui s'ouvre au dehors, à l'extrémité de la trompe, par le préstomum. A ces deux groupes d'éléments prébuccaux s'ajoutent les pompes pharyngiennes situées sur le trajet postbuccal du stomodéum. La musculature de cet ensemble est très développée, tant par le nombre que par la puissance des muscles, s'attachant soit sur la paroi de la capsule céphalique (muscles craniens), soit au tentorium (muscles tentoriaux).

LE LABRO-ÉPIPHARYNX. — Le labrum (fig. 13, 15, 26, 27) s'insère sur la zone antérieure, membraneuse, du clypéus dont il est plus ou moins solidaire et qu'il prolonge. Large et plat à sa base, il se rétrécit dans sa moitié distale où il est bombé. Immédiatement avant l'insertion sur le clypéus (ou plus exactement sur la zone centroclypéale), la base du labrum se redresse brusquement (fig. 15, 27) et la ligne sagittale est renforcée par une crête interne prolongée sous le centroclypéus par un court apodème, sorte de bras de levier sur lequel s'insère le long tendon du muscle clypéo-labral (fig. 27). De part et d'autre, le labrum donne insertion aux quelques faisceaux très courts du

Source MNHN, Paris

muscle labro-épipharyngien. La base du labrum, au niveau de son insertion, est flanquée d'un sclérite triangulaire « paratormal » contigu au bord clypéal antérieur, et reliant le labrum au fulcrum. C'est le « *processus carinae epistomatis ad taeniam dorsalem labri* » (HANSEN, pl. I, fig. 6, f''). L'extrémité libre du labrum, assez brusquement rétrécie, se termine en pointe.

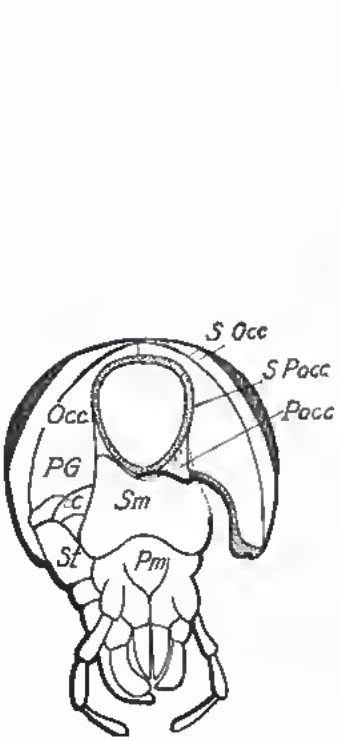



FIG. 16. — *Bl. orientalis*. — Région postérieure de la tête, la partie droite du labium étant enlevée pour montrer le Pocc. (d'après STRENGER).

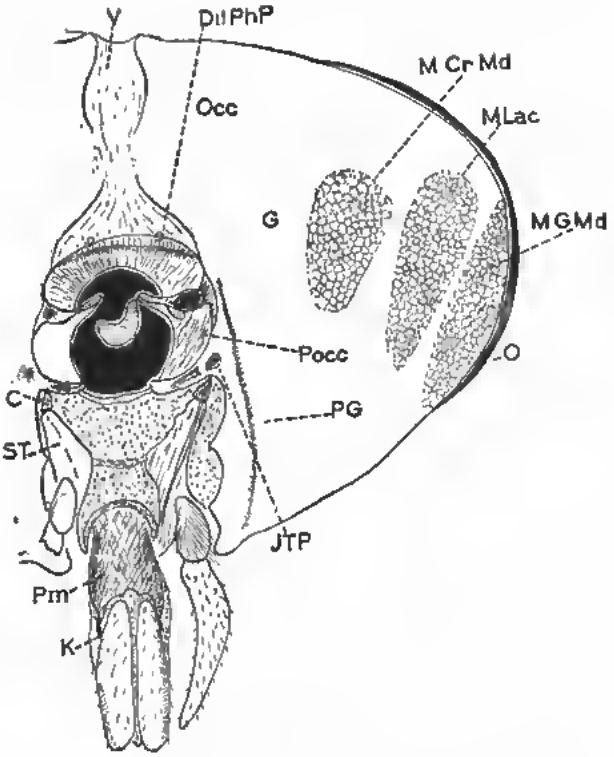



FIG. 17. — *T. bovinus*. — Paroi postérieure de la capsule céphalique. Trace des origines musculaires. Les ITP sont réunis par un étroit sclérite contournant le foramen (hypostome de SNODGRASS ou gula).

L'épipharynx, parallèle au labrum (fig. 26, 27), auquel il est relié par une fine membrane et dont il forme, pour ainsi dire, la doublure interne, porte, dans l'axe, un spacieux canal alimentaire, sorte de gouttière presque fermée, formant saillie vers le labrum et entr'ouverte du côté ventral. A la base, cette cavité s'élargit et se continue directement dans la cavité cibariale. L'extrémité libre de l'épipharynx est en pointe, comme celle du labrum à laquelle elle est rattachée.

La surface dorsale du labrum est pourvue d'une riche ornementation comprenant à l'extrême pointe deux petites zones latérales, non contiguës, d'écailles orientées vers la base ; en avant de celles-ci, un champ restreint d'épines fines et diaphanes également orientées vers la base ; plusieurs ran-

Source MNHN, Paris

gées longitudinales de très fines épines dirigées vers la ligne médiane, irrégulièrement groupées, mais situées plus profondément dans l'épaisseur du labrum ; enfin la surface est munie de courtes épines ; sur les côtés se trouvent des soies et de longues épines. L'épipharynx porte sur les bords du canal alimentaire de courtes soies sensorielles isolées, irrégulièrement espacées, mentionnées déjà par Hansen (1883) et Vogel (1921, p. 273). Les bords latéraux sont garnis de longues soies orientées vers la pointe.

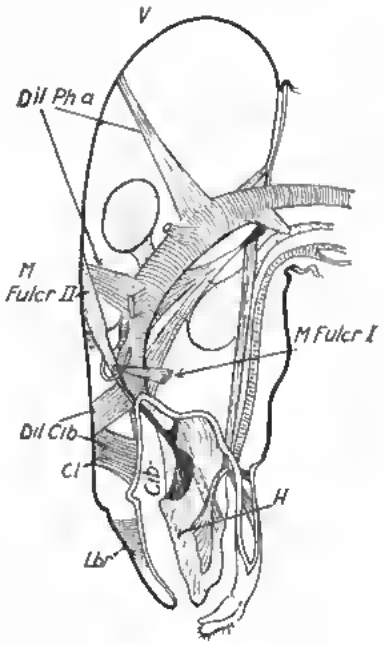



Fig. 18. — *Periplaneta americana* (L.). — Coupe sagittale de la tête montrant les divers muscles de l'appareil buccal et des pompes pharyngiennes et leurs origines (d'après Snodgrass, 1944).

Le labrum est mû par le muscle clypéo-labral (fig. 25, 27). Celui-ci s'insère sur le bras du levier interne, l'apodème mentionné plus haut, et a son origine sur le centro-clypéus à l'intérieur des dilatateurs cibariaux, la zone d'attache s'étendant depuis le bord membraneux du clypéus jusqu'à la suture épistomale ; les faisceaux sont disposés en éventail, dont l'axe forme avec le tendon un angle obtus. L'action de ce muscle impair, appelé « depressor labri » par Hansen et « labral muscle » par Snodgrass, est assez compliquée. Il faut, pour la comprendre, se rappeler, en effet, d'une part, la courbure en Z très étiré de l'ensemble apodème-base du labrum, d'autre part, la soudure des extrémités du labrum et de l'épipharynx, par ailleurs indépendants ; enfin il faut tenir compte de ce que la charnière du bras de levier se trouve au bord antérieur, membraneux, du clypéus. Par suite de ces connexions, il nous semble possible d'interpréter l'action de ce muscle de la façon suivante :

Source MNHN, Paris

il soulève et tire légèrement vers l'arrière la tige postérieure du labrum, qui, basculant autour du bord clypéal antérieur, appuie sur la base du labrum et en même temps la tire vers l'arrière. Cela équivaut à un raccourcissement du labrum par rapport à l'épipharynx et provoque le soulèvement de la pointe. L'action de ce muscle clypéo-labral a donc finalement pour résultat le redressement de la pointe labro-épipharyngienne et l'élargissement de la plaie. Le labrum est ramené à l'état de repos par l'élasticité des divers sclérites.

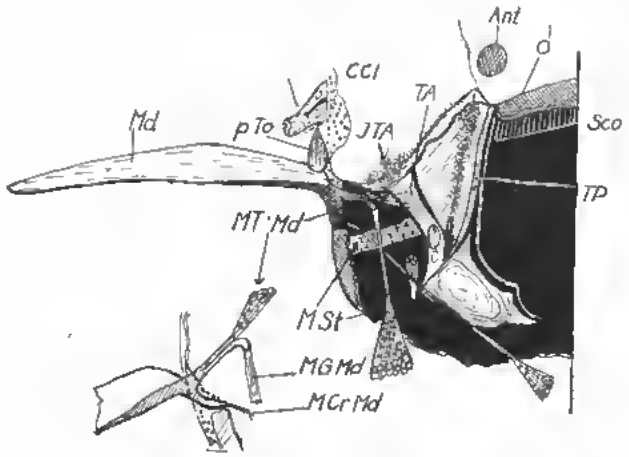



FIG. 19. — *Tab. bovinus* L. — Profil, capsule céphalique ouverte latéralement. La figure montre la mandibule, la musculature de la mandibule et le tentorium. Détail de la base mandibulaire. pTo, sclérite « paratormal ». TA, TP, piliers antérieur et postérieur du tentorium entre lesquels se trouve la membrane translucide. ScO, arête interne du sclérite oculaire.

LA MANDIBULE. — La mandibule, absente chez le mâle, a la forme d'un sabre, la partie la plus large étant située près de l'insertion (fig. 19). La partie basale de la mandibule (fig. 19), notablement plus forte que la lame, est prolongée par deux apophyses : l'une, extérieure, prolongeant le dos de la lame, porte le condyle et est en grande partie enchâssée dans la membrane gulaire ; l'extrême pointe de ce bras, recourbé en crochet, pénètre seule dans la tête et donne insertion à un tendon musculaire relativement faible. L'autre apophyse, interne, légèrement plus longue et plus large, est double et donne insertion à deux muscles : le muscle tentorio-mandibulaire s'insérant directement sur sa surface dorsale et le tendon du muscle géno-mandibulaire qui s'insère sur le côté ventral.

La lame est très plate (fig. 19, 26, 27) ; le bord externe, très légèrement concave, est dans sa partie proximale graduellement épaissi vers la base ; le bord interne, formant le tranchant, est dans l'ensemble convexe et fait au tiers basal un coude assez brusque, l'axe de la mandibule fait donc à ce niveau un angle aigu avec l'axe général de la trompe. De ce côté, entre ce

Source MNHN, Paris

coude et la pointe, la lame présente une rangée de petites saillies courbes et contiguës qui en dentellent le tranchant. Par suite de ce coude et de cette courbure, les pointes des mandibules droite et gauche sont, au repos, légèrement écartées de l'axe de la trompe.

La mandibule est munie de trois muscles dont le plus faible est l'antagoniste des deux autres. Ce sont : le muscle « géno-mandibulaire », le muscle « tentorio-mandibulaire » et le muscle « cranio-mandibulaire », que SNODGRASS (1944, p. 61-64) désigne par « adductor of mandible », « tentorial muscle of mandible » et « abductor of mandible », et Hansen par « *M. adductor obliquus* », « *M. adductor rectus* », « *M. abductor mandibulae* ».

Le premier de ces muscles, le muscle géno-mandibulaire (M G Md, fig. 17, 19, 25), s'insère par un long et fort tendon sur la partie inférieure de l'apophyse interne et sa direction générale est perpendiculaire à celle-ci et à la lame mandibulaire et parallèle au bord antérieur de la tête ; le tendon passe au-dessus de celui du muscle cranio-mandibulaire, alors que dans le schéma orthoptéroïde il lui est parallèle. Le muscle lui-même s'attache en un large éventail dans l'angle génal entre le bord inférieur des yeux et la paroi postérieure de la tête (fig. 17), les faisceaux musculaires droits et gauches s'insérant sur un tendon médian commun.

Le deuxième de ces muscles, le muscle tentorio-mandibulaire (M T Md), s'insère sur la partie dorsale de la même apophyse intérieure un peu en avant de l'insertion du tendon du muscle géno-mandibulaire. Il est court et gros et, s'épanouissant en éventail, il prend appui sur les côtés du tentorium (fig. 19) : il est dirigé obliquement vers le haut et l'arrière.

Le troisième muscle est le muscle cranio-mandibulaire, antagoniste des deux autres. Il s'insère par un long et mince tendon (fig. 17, 19, 25) sur le petit crochet de l'apophyse extérieure de la mandibule, qui porte le condyle. Le muscle lui-même, assez faible, à faisceaux disposés en éventail, se fixe sur la paroi postérieure de la tête, dans la région médiane, à côté du muscle maxillaire et intérieurement à celui-ci (fig. 17).

Pour comprendre le fonctionnement de ce dispositif, qui rappelle celui du système mandibulaire des Simulies (SNODGRASS, 1944), il faut se rappeler la place du condyle, qui se trouve sur l'apophyse extérieure, l'orientation générale des tractions exercées par les muscles, les connexions et la conformation de la mandibule dont le tranchant se trouve sur le côté interne.

La position de repos de la mandibule est telle que la pointe seule est très légèrement écartée de l'axe général de la trompe et apparaît de part et d'autre de la pointe du labrum. Les deux lames mandibulaires sont placées l'une sous l'autre entre l'épipharynx et l'hypopharynx et ferment par le bas la gouttière du canal alimentaire épipharyngien. Il faut que durant la piqûre et la succion ces connexions soient maintenues et en particulier que cette gouttière reste constamment fermée.

C'est le muscle géno-mandibulaire, le plus fort des trois, qui assume le rôle d'abducteur, c'est-à-dire qui écarte la mandibule de sa position de

Source MNHN, Paris

repos. En effet, orienté vers les orbites et s'insérant sur l'apophyse interne avec laquelle il fait un angle presque droit, il provoque l'abduction de la lame et de la pointe mandibulaires, mais vers le côté opposé. L'autre muscle, s'insérant sur ce même levier et orienté obliquement vers le haut, maintient la mandibule dans sa position voulue et lui imprime des mouvements verticaux et de retrait de faible amplitude. La résultante est donc un mouvement rotatoire elliptique de la lame mandibulaire. Grâce à ces mouvements, les lames denticulées coupent les tissus et élargissent la plaie, tout en restant entrecroisées et en maintenant close la gouttière alimentaire de l'épipharynx. Le muscle cranio-mandibulaire, beaucoup plus faible, ramène la mandibule à sa position de repos ; le jeu en est assez faible, car il est placé à peu près dans le prolongement de l'apophyse extérieure de la mandibule.

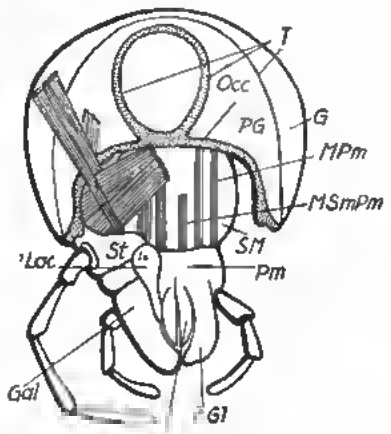



Fig. 20. — *Bl. orientalis.* — Tête vue de face. La figure montre les maxilles, le labium, la musculature et le tentorium (d'après Strenger).

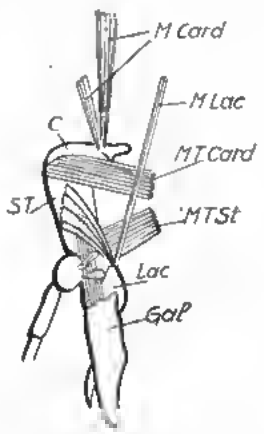



Fig. 21. — *Bl. orientalis.* — La maxille et sa musculature (d'après Strenger).

La maxille. — La maxille (fig. 17, 22, 25) comprend le cardo et le stipes, enchâssés dans la membrane gulaire, et un seul lobe, communément appelé galéa, mais avec raison homologué par Imms (1944) à la lacinia.

Le cardo, triangulaire et très court, s'articule, comme dans la disposition primitive, à la racine postérieure ventrale du tentorium. Il n'est pourvu que d'un seul muscle cranien.

Le stipes est beaucoup plus développé. Profilé en V, il se présente comme un sclérite étroit et allongé, en forme d'arceau largement ouvert vers l'avant, c'est-à-dire vers l'intérieur. Près de la limite avec le lobe, assez imprécise d'ailleurs, il porte l'insertion du muscle tentorio-stipital.

Le lobe est une lame assez étroite, régulièrement diminuée en pointe, légèrement et régulièrement convexe, les deux pointes droite et gauche sont donc, au repos, faiblement écartées. Il est prolongé du côté du stipes par une sorte d'apophyse trapue, appelée par Imms (1944) « basal process of

Source : MNHN, Paris

lacinia » et qui porte elle-même un petit crochet récurrent pour l'insertion du tendon du muscle cranien (fig. 22). A la naissance de la lame proprement dite s'articule à celle-ci un petit sclérite baculiforme (« basal sclerit » selon IMMS, « lacinia » selon FREY) reliant la lacinia à l'hypopharynx. A mi-distance, ce sclérite porte, fixé à lui, un long stylet qui, accolé à la lacinia du côté ventral, la soutient (cf. 26, 27). Dans sa moitié distale, la lacinia est garnie de crochets et de soies ou épines, de forme et de disposition variables. Du côté ventral, ce sont des sortes d'épines falciformes serrées, dont la pointe est dirigée vers le bord externe du lobe et se raréfient vers la pointe. La surface dorsale, sur le tiers distal, de même que l'extrême pointe des deux côtés, sont garnies d'épines en écaille disposées en deux rangées le long du bord externe et interne, les rangées intérieures étant plus longues que les extérieures. Le lobe est placé sous l'hypopharynx (fig. 26, 27).

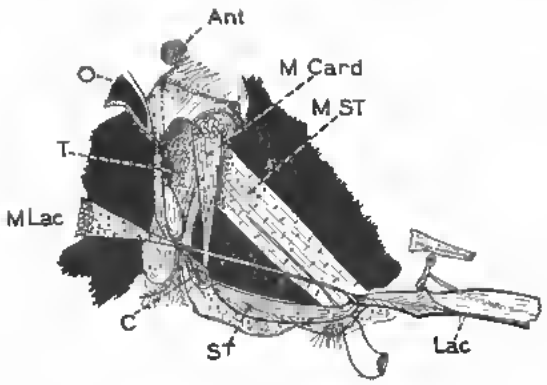



FIG. 22. — *T. bovinus*. — La maxille, sa musculature et le tentorium.

Comme la mandibule, la maxille (fig. 22, 25) est pourvue de trois muscles, qui ne sont pas mentionnés par SNODGRASS (1944) ; ce sont : le muscle cranio-cardinal (M Card), le muscle cranio-lacinial (M Lac) et le tentorio-stipital (M St), que HANSEN appelle respectivement « *M. abductor, M. adductor rectus, M. adductor obliquus maxillae* ».

Le muscle cranio-cardinal s'insère sur le cardo immédiatement à côté du stipes ; le tendon en est long et robuste. Formé de faisceaux divergents, il passe ensuite extérieurement au pilier ventral du tentorium et s'attache sur une large surface de la région de la tête située entre l'invagination dorsale antérieure du tentorium et les yeux. Au contraire, le muscle tentorio-stipital, dont les faisceaux sont à peu près parallèles, prend appui sur le pilier antérieur du tentorium. Se dirigeant obliquement vers le bas et l'avant, il s'insère au fond de la gouttière que forment les stipes en arrière de son articulation avec le lobe. Le troisième muscle (M Lac) s'insère par un long tendon mince sur le petit crochet récurrent basal de la lacinia. Le tendon passe extérieurement (fig. 22) au muscle cardinal et au tentorium pour, à hauteur du foramen, s'épanouir en un faisceau de fibres musculaires dont l'aire d'origine se trouve



Source MNHN, Paris

sur la paroi postérieure, à côté du muscle de la mandibule et extérieurement à celui-ci (fig. 17).

Quant au fonctionnement de ce dispositif, il peut être déduit des relations anatomiques et de l'ornementation des surfaces dorsale et ventrale du lobe. Celui-ci porte, en effet, sur les deux faces des pointes et des crochets diversement orientés, alors que le tranchant seul de la mandibule est denticulé. Les mouvements de la maxille sont des mouvements de va-et-vient longitudinaux, qui dilacèrent les tissus, mais ne les tranchent pas : l'action de la maxille est donc différente de celle de la mandibule.

L'un des points fixes, qui nous semble commander tout le système, est l'articulation du sclérite baculiforme reliant la maxille à l'hypopharynx ; l'autre est l'articulation cardino-tentoriale, située près du foramen. En outre la grande courbure du stipes n'est pas à négliger, ni non plus la jonction non mobile de la lacinia au stipes. Dans leur action, le muscle cranio-lacinial (abducteur) et le muscle tentorio-stipital (rétracteur) conjuguent leurs efforts. La résultante est une abduction de la pointe jointe au retrait de celle-ci : donc un mouvement rotatoire, le stipes étant « tendu » comme un arc. Le mouvement antagoniste est obtenu d'une part par l'élasticité du stipes, d'autre part par le muscle cranio-cardinal (adducteur).

Le labium. — Le labium (fig. 13, 15, 17, 26, 27) est un organe large et mou, en grande partie membraneux ; il comprend deux parties morphologiquement bien différentes : la zone basale ou prémentale et le labellum.

Dans sa partie basale, il est soutenu par un sclérite, allongé et convexe, appelé « scutum » par Hansen, « theca » par Peterson et Snodgrass (1944), mais qu'Imms homologue, avec raison, au prémentum ; l'extrémité antérieure de ce prémentum est tricuspide et, en coupe transversale (fig. 26), son profil est assez compliqué ; vers la tête, il est prolongé par deux courtes apophyses latérales donnant insertion au muscle cranio-prémental.

En avant du prémentum, le labium est entièrement membraneux : toute cette région correspond au labellum. Elle porte à son extrémité antérieure un organe en coussinet communément appelé « labelles » et qui est homologue du deuxième article du labellum des Nématocères (Labelle II). Le labellum est soutenu par deux systèmes d'éléments sclérifiés. Le premier, correspondant au premier article du labellum, ne comprend que deux sclérites ovoïdes s'articulant aux deux pointes latérales de l'extrémité prémentale antérieure (fig. 15, 63a) : ils sont désignés par « *γ, lamina articuli secundi labii* » dans le mémoire de Hansen (pl. 1, fig. 18) ; Peterson les appelle « kappa ». C'est à leurs extrémités libres que s'articulent les trois branches du deuxième système, la furca, formant la charpente des deuxièmes labelles ; l'une d'elles, en forme de baguette, dirigée dorsalement, correspond au « lateral process of furca » décrit par Graham-Smith pour *Calliphora erythrocephala* ; les deux autres sclérites sont placés longitudinalement, l'un dans le prolongement de l'autre et de part et d'autre de la branche furcale. Les labelles s. str. (Labelles II) sont très développés et munis d'un réseau serré de pseudotrachées.

Source MNHN, Paris

De nombreuses soies sensorielles courtes sont réparties sur toute la surface extérieure des labelles et, en particulier, le long de la branche furcale ; de plus longues et fines se trouvent sur le pourtour extérieur. De même, le prémentum est porteur de soies sensorielles courtes et éparses, en plus de la pubescence.

Dans sa partie basale, le côté dorsal interne du labium (fig. 26, 27) forme une sorte de plancher plat sur lequel reposent les stylets. Plus en avant (fig. 27), la partie dorsale forme une gouttière profilée en U par le relèvement des bords. A ce niveau le plancher est divisé, par deux rainures longitudinales, en trois bandes sclérifiées, la médiane l'étant plus que les latérales. Aux deux rainures correspondent deux crêtes internes pour l'insertion du muscle « M Lab Ia » rétracteur.

La cuticule membraneuse du corps du labium et de ses annexes est munie de fines épines en crochets, sauf dans la partie interne de la glissière qui est lisse. L'épithélium est en général pavimenteux, très plat, avec quelques gros noyaux épars, sauf sous le plancher de la gouttière où il est cylindrique et très développé et sous la cuticule des labelles II où il est pavimenteux, mais relativement épais ; de plus, au niveau des labelles II, les cellules nerveuses bipolaires et polynucléées sont nombreuses et en rapport avec les soies sensorielles.

Le système musculaire du labium (fig. 25, 27, 63) comprend quatre muscles pairs, dont un seul, le cranio-prémental, est rétracteur de l'ensemble. Celui-ci s'insère sur les apophyses postérieures du sclérite labial, passe à l'intérieur du tentorium et se fixe à la base du pilier dorsal. Le prémentum porte en outre les origines de trois muscles. L'un de ceux-ci (M Lab Ia) se fixe à la base des apophyses tout à côté du muscle cranio-prémental et se dirige obliquement vers le haut pour s'insérer sur le plancher de la gouttière labiale ; le deuxième, M Lab I, s'attache un peu plus en avant et à l'intérieur du premier et il s'insère sur le sclérite « kappa » : il est donc longitudinal ventral ; le troisième, M Lab 2, beaucoup plus fort, a son origine près de la ligne sagittale à peu près au milieu du prémentum ; croisant les faisceaux du M Lab I, il se rend dans les labelles II où son insertion se trouve un peu en avant de la furca. Quant à l'interprétation morphologique, suggérée par cette disposition, elle est simplement esquissée ici et sera exposée en détails plus loin (p. 257).

Les connexions anatomiques réalisant la piqûre n'ont à notre connaissance pas été observées. C'est donc de la disposition anatomique que nous devons inférer le fonctionnement du labium. Pendant la piqûre, les labelles écartés s'appliquent contre la peau et les stylets seuls y pénètrent. Le labium fait donc à sa base une boucle plus ou moins grande, comme chez les Culicides (1),

1. Ces faits ont pu être récemment observés par nous lors d'une piqûre d'*Haematopota sp.* qui dure trois à quatre minutes. La piqûre ne laisse aucune trace, ni ne cause de démangeaisons si l'insecte a pu se gorger sans avoir été dérangé ; si, au contraire, l'animal est inquiété, il cesse d'aspirer le sang, retire très rapidement sa trompe ; l'on voit alors les stylets tachés de sang dépasser nettement les labelles et l'on ressent une vive démangeaison persistante comme pour les piqûres de moustiques. Pour enfoncer sa trompe dans la peau, l'animal se met « à genoux » sur les pattes antérieures au niveau de l'articulation tibio-fémorale, et tout son corps bascule autour de ses pattes moyennes, la région inférieure de la tête venant s'ap-

Source MNHN, Paris

Le fait que la glissière du labium ne se trouve qu'à l'extrémité libre est manifestement en rapport avec ce comportement. La courbure de la région basale du labium est obtenue par la contraction du muscle oblique, M Lab Ia, reliant le prémentum postérieur à la partie antérieure de la gouttière labiale dorsale ; le prémentum, grâce à son élasticité, ramène le labium à sa position de repos. Les labelles II, très mous, forment une sorte de coussinet épousant toutes les aspérités de la peau ; les divers mouvements nécessités par cette fonction sont obtenus par l'action des deux muscles jointe à un afflux sanguin. L'ensemble du labium est rétracté par le muscle cranio-prémental.

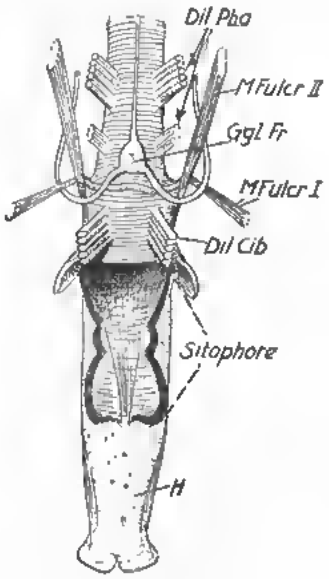



Fig. 23. — *P. americana*. — L'hypopharynx (d'après Snodgrass).

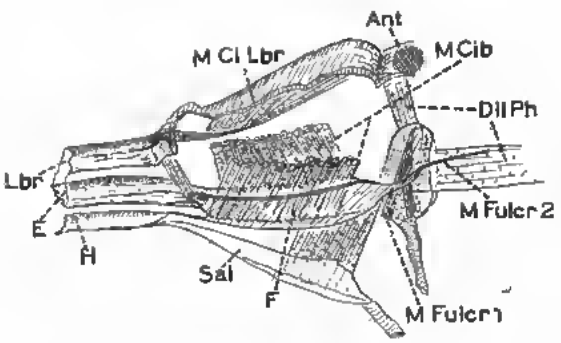



Fig. 24. — *T. bovinus*. — Vue d'ensemble du cibarium et des régions avoisinantes ; entre le Lbr et la base de l'épipharynx, le m. labro-épipharyngien.

L'hypopharynx. — L'hypopharynx est une lame très mince et entièrement lisse dont la largeur diminue régulièrement vers la pointe. Du côté céphalique, il est directement en rapport avec le fulcrum (fig. 24). Le canal salivaire forme du côté ventral une saillie sagittale (fig. 26, 27) et se termine par une ouverture ovale à la façon d'une aiguille de seringue. La pompe salivaire, située sous le fulcrum, est très développée et, par sa structure, rappelle la pompe cibariale.

Le fulcrum. — Le fulcrum (fig. 27, 25) est formé par les bases internes et élargies de l'épipharynx et de l'hypopharynx, dont les bords se relèvent et

pliquer intimement sur la peau de la victime, ce que ne fait pas le *Stomoxys*. Nous signalons en passant la curieuse habitude qu'a *Haematopota* de « balayer » la peau, sur laquelle il vient de se poser, par des mouvements rythmés de ses tarses antérieurs se rapprochant puis s'écartant l'un de l'autre.

Source MNHN, Paris

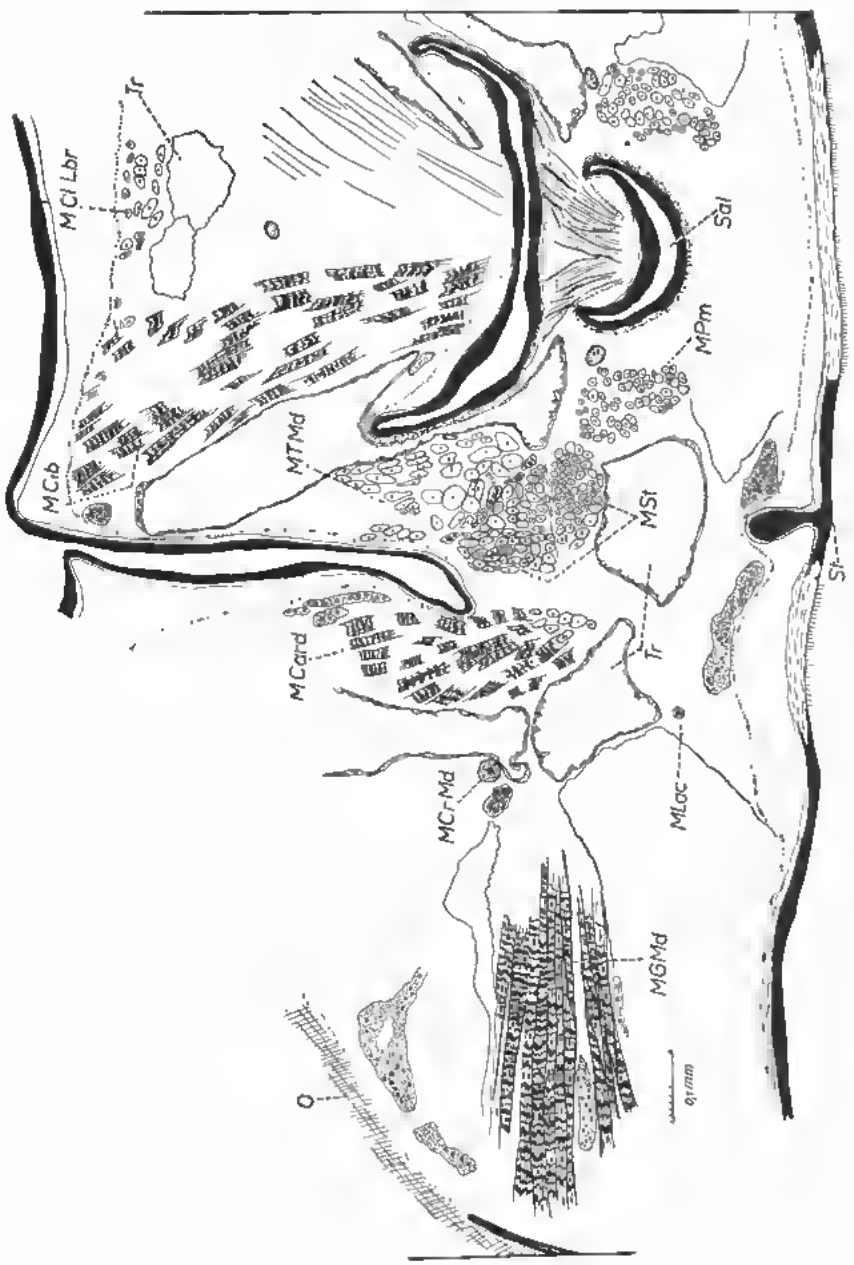



Fig. 25. — *T. bovinus*. — Demi-coupe transversale passant par le milieu du clypéus. M Lac et M Cr Md désignent les tendons de ces muscles. Situation et profil du stipes près de son articulation avec le cardo ; plus en avant il est profilé en V. Entre le M Card et le M T Md, le tentorium. L'épithélium est représenté par un trait pointillé ; noyaux petits et épars. Corps adipeux (près de l'œil et du St) peu développé.

se soudent ; il a la forme d'une gouttière évasée dont le double fond renferme l'atrium cibarial. En arrière, le « plancher » hypopharyngien de cette gouttière est prolongé par deux stylets courbes (apophyses) entre lesquels se trouve la pompe pharyngienne antérieure et qui porte les origines des muscles de cette pompe et les insertions des muscles fulcraux.

Source MNHN, Paris

Le fulcrum est indépendant du clypéus, mais solidaire de divers éléments de la trompe. Il constitue l'ossature de la pompe cibariale (au sens de Snodgrass). Cette pompe est pourvue, sur toute l'étendue du fulcrum, de puissants dilatateurs, dont les faisceaux, disposés en V (fig. 27), s'insèrent sur le plafond du canal cibarial. Ces muscles prennent appui sur les côtés de l'aire centro-clypéale (fig. 13) de part et d'autre du muscle clypéo-labral. Il ne semble pas qu'un faisceau spécial s'en détache pour constituer le muscle que Hansen appelle « laxator pharyngis ».

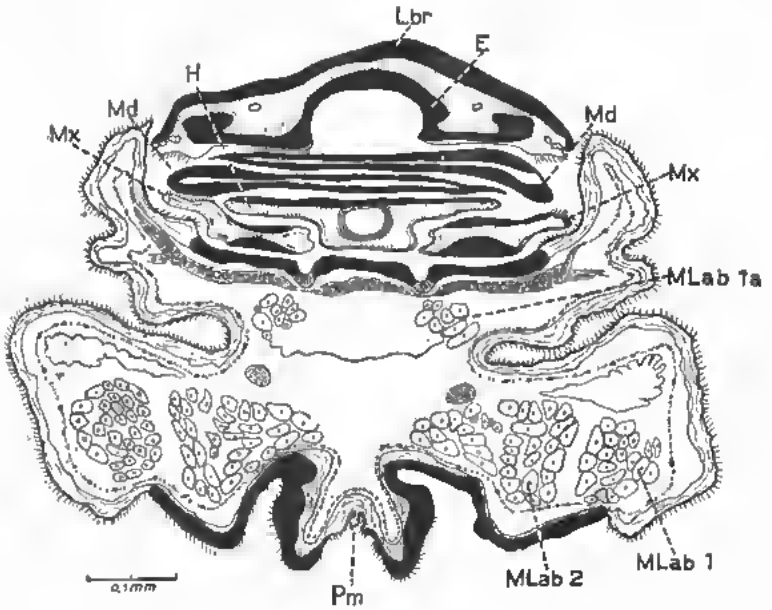



Fig. 26. — *T. bovinus*. — Coupe transversale passant par l'extrémité antérieure du prémentum, en arrière de l'insertion du M Lab 1a. Disposition des stylets ; maxilles en dessous de l'hypopharynx. Labium en grande partie mou et membraneux.

Le fulcrum lui-même est mû par deux muscles propres qui s'insèrent tous deux sur les apophyses postérieures. L'un, le muscle tentorio-fulcral (M Fulcr. 1, fig. 27), en éventail, s'insère à la base des apophyses et, dirigé vers l'avant, prend appui sur le pilier antérieur du tentorium à peu près à mi-hauteur, immédiatement en dessous du muscle moteur des antennes ; il tire donc le fulcrum légèrement en avant. L'antagoniste est le muscle cranio-fulcral (M Fulcr. 2), assez faible, qui s'insère par un long et mince tendon sur l'extrémité de l'apophyse, et, à peu près parallèle aux dilatateurs pharyngiens, s'appuie sur la zone interoculaire près de la base de la callosité « frontale ».

Au fulcrum se rattache la pompe salivaire qui est en quelque sorte un fulcrum en miniature (fig. 25, 27) ; c'est-à-dire que l'ossature est une gouttière relativement étroite, il est vrai, dont le double fond renferme le canal sali-

Source MNHN, Paris

vaire. Sur le plafond de ce canal s'insèrent de puissants dilatateurs qui, disposés en V comme les dilatateurs cibariaux, s'orientent vers l'arrière et se fixent latéralement sur la partie postérieure du fulcrum. Le canal salivaire lui-même est d'un calibre assez fort.

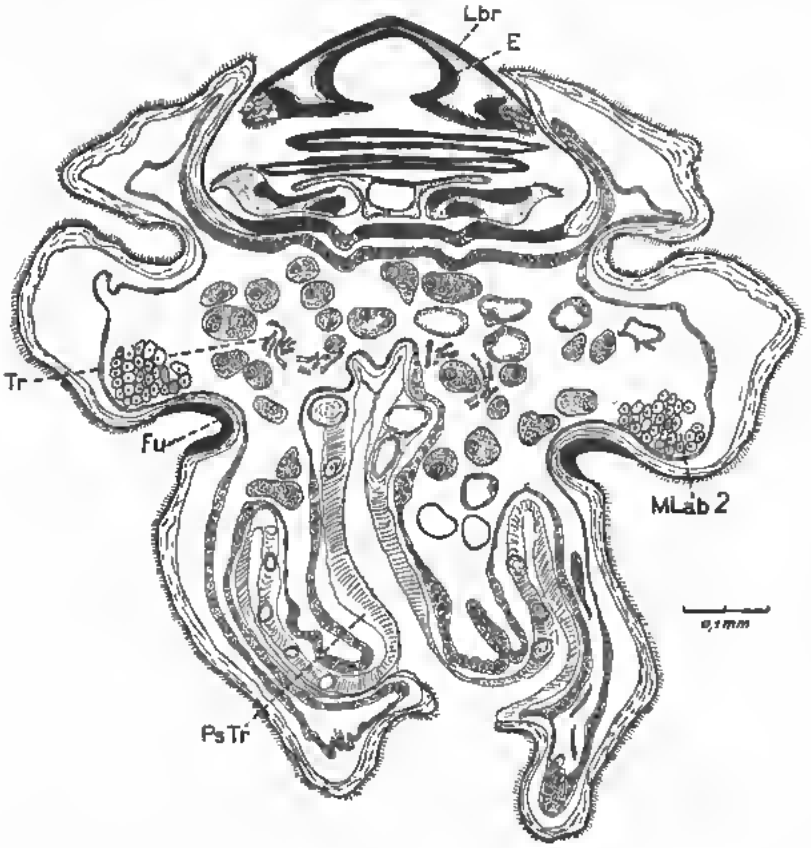



FIG. 27. — *Tab. bovinus.* — Coupe transversale de la trompe passant par l'extrémité antérieure, au niveau de la furca..

LE PHARYNX. — Située entre les apophyses fulcrales, à peu près au centre géométrique de la tête, la pompe pharyngienne antérieure fait suite immédiatement à la cavité cibariale et c'est à la jonction de ces deux cavités que se trouve la bouche morphologique (fig. 24, 28). Très puissante, la pompe pharyngienne consiste essentiellement en deux demi-sphères fixées sur les apophyses fulcrales qui les soutiennent. Sur la calotte postérieure, sclérifiée, formant piston, s'insèrent les deux puissants dilatateurs qui, se dirigeant parallèlement au grand axe de la tête, mais légèrement divergents entre eux, ont leurs origines sur la zone interoculaire de part et d'autre du prolongement de la callosité « frontale ». La calotte supérieure de la pompe donne insertion à deux autres dilatateurs, très puissants eux aussi quoique courts, qui,

Source : MNHN, Paris

dirigés obliquement vers l'avant et faiblement divergents, se fixent sur le front entre la base des antennes et la suture épistomale. Ces deux paires de muscles sont appelés par Snodgrass (1944, fig. 25) « procerebral dilators of pharyngeal pump ».

La calotte antérieure de cette pompe est pourvue de plusieurs muscles que Snodgrass ne mentionne pas, mais que Hansen a décrits : ce sont les muscles « constrictor anterior » et « constrictor posterior » qui se fixent sur les apophyses fulcrales. Nous n'avons pas pu retrouver le troisième muscle mentionné par Hansen, le « constrictor obliquus œsophagi ».

De la pompe se dégage vers le bas le tube digestif dont les parois sont renforcées par trois bandelettes sclérifiées longitudinales. Après avoir traversé le ganglion cérébroïde et avant de pénétrer par le foramen dans le prothorax, il présente une deuxième pompe : la pompe pharyngienne postérieure ou postcérébrale, qui comporte quatre muscles se fixant autour du foramen. Entre ces deux pompes le tube stomodéal est dépourvu de musculaire splanchnique propre : c'est le pharynx ; en arrière de la pompe postcérébrale commence l'œsophage reconnaissable à sa puissante assise musculaire.

### L'appareil buccal du Taon mâle.

« *Differentia sexus maxima* », dit Hansen (pl. 188). Ce dimorphisme sexuel retentit, en effet, profondément sur la structure de l'appareil buccal et sur le régime alimentaire. Il a un double aspect : il est d'ordre quantitatif et d'ordre qualitatif, car il porte sur la puissance et le nombre des organes et atteint la structure de l'appareil buccal et des régions environnantes dans leur ensemble et dans tel ou tel élément en particulier. Nous le décrirons en passant en revue les organes les uns après les autres.

Le clypéus (fig. 28) est, chez le mâle, en grande partie membraneux et les bords seuls sont sclérifiés : le tout est profondément encaissé entre les joues et le front, alors que, chez la femelle, il se trouve au même niveau. Par contre, la gula est entièrement cornée, sauf autour du stipes, et les yeux ne sont séparés que par une zone interoculaire très étroite. Le tentorium est aussi très légèrement moins développé chez le mâle.

Le fait saillant de la structure buccale du *T. bovinus* mâle est l'absence des mandibules et de leur musculature, quoi qu'en dise Snodgrass (1944, p. 64). La régression atteint aussi les maxilles, dont le lobe seul est encore bien développé, bien qu'il soit, chez le mâle, moins puissant que chez la femelle. Le stipes, très court et perpendiculaire à la lacinia, porte à sa base un crochet (?? cardo). Enchâssé dans la partie membraneuse de la zone gulaire, elle n'a plus de rapports avec le tentorium. Il ne subsiste que deux muscles : le cranio-cardinal et le tentorio-stipital. Le premier s'insère directement sur le crochet du stipes et, ses faisceaux étant légèrement divergents, se fixe sur la zone marginale du clypéus, immédiatement en arrière de l'articulation clypéo-labrale. L'antagoniste, le muscle tentorial, assez faible,

Source MNHN, Paris

s'insère par un long tendon sur la maxille à la limite stipito-laciniale. Parallèle au fulcrum et au muscle labial, il a son origine sur le pilier tentorial antérieur, à peu près à mi-hauteur. La maxille étant assez fortement réduite dans son ensemble et la base ramenée tout à l'avant de la capsule céphalique, il résulte d'une part un déplacement vers l'avant du muscle cranio-cardinal, adossé au tentorium chez la femelle, et d'autre part un allongement du muscle tentorio-stipital. De plus, la maxille n'a plus ce sclérite baculiforme reliant, chez la femelle, la lacinia au fulcrum ; de même le stylet longitudinal soutenant la lacinia est absent. Les palpes sont beaucoup plus petits chez le mâle et le dernier article est globuleux.

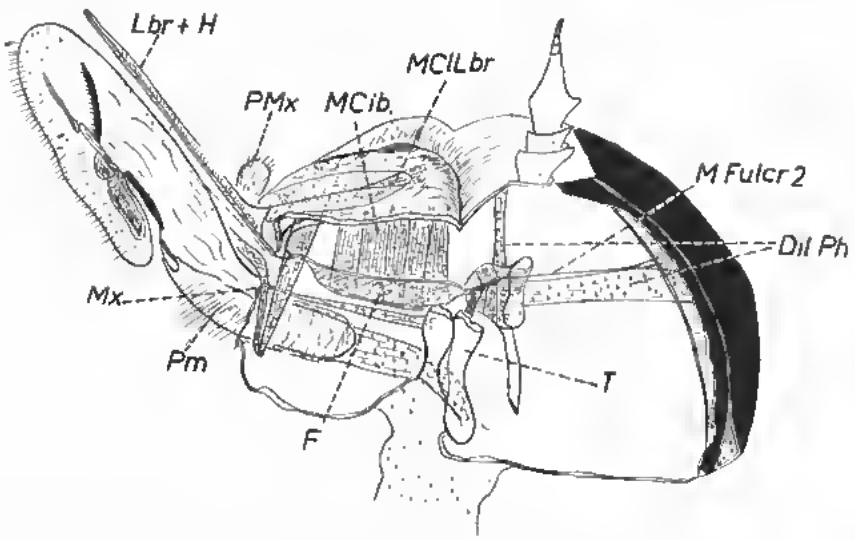



FIG. 28. — *T. bovinus* ♂. — Vue d'ensemble de l'appareil buccal ; le tentorium est coupé à mi-hauteur, il porte l'origine de M Fulcr. 1. Sur la maxille, insertion du muscle tentorio-stipital (près du trait de référence) et du muscle cardinal, vertical. En avant du Pm, le sclérite « K », puis la furca à trois branches du deuxième labelle, le muscle M Lab 2 s'insère sur le sclérite antérieur. Centroclypéus en grande partie membraneux. Suture épistomale profondément encaissée. Musculature de la pompe pharyngienne antérieure faible.

Le labium ne présente pas de dimorphisme sexuel.

Le labrum (fig. 28) a la même conformation générale que celui de la femelle, mais la base et l'insertion sur la capsule céphalique ont subi quelques modifications. Il n'y a pas d'apophyse interne médiane correspondant à l'apodème labral de la femelle. Les côtés, se prolongeant au delà de la partie sagittale, assurent la liaison avec le fulcrum et la crête intérieure clypéale : en ce point donc s'articulent l'un à l'autre le fulcrum, le clypéus par une petite apophyse latérale et le labrum par le prolongement des côtés. Le sclérite « paratormal » est absent chez le mâle. Le muscle clypéo-labral est très faible et s'insère par un long tendon mince sur la base du labrum elle-même ; l'origine se trouve sur la partie postérieure du clypéus, seule cornée ; les muscles labro-épipharyngiens font défaut.

Source MNHN, Paris

Le fulcrum, les dilatateurs cibariaux et les autres muscles sont bien développés, sauf le muscle tentorio-fulcral (M Fulcr 1) réduit à quelques fibres. Par contre, la pompe salivaire, réduite comme aussi sa musculature, se présente sous la forme d'un renflement sur le trajet du canal salivaire. Les pompes pharyngiennes antérieure et postérieure ont la même structure que chez la femelle, mais la puissance des muscles est beaucoup diminuée.

### Interprétation des structures du Taon.

Au point de vue de la morphologie buccale et céphalique, le Taon femelle est aux Diptères Brachycères (s. l.) ce que l'Orthoptère est aux Insectes en général. Il possède, en effet, l'armature buccale complète et un tentorium bien développé, portant les origines musculaires, qui, chez les formes plus évoluées, sans tentorium, sont secondairement reportées sur les sclérites céphaliques. C'est donc la constitution des Taons qui nous renseignera le mieux sur l'architecture céphalique des Diptères supérieurs.

Nous avons indiqué plus haut la morphologie extérieure de la tête des Tabanidés et donné d'emblée la terminologie jugée convenable. Il nous reste à en faire la démonstration en nous référant constamment à la disposition « orthoptéroïde », et à donner notre interprétation de la structure de la tête.

Le point de départ est donné par le clypéus, car celui-ci est morphologiquement bien défini par sa situation entre l'insertion du labrum à l'avant, d'une part, et, d'autre part, la suture épistomale et les invaginations antérieures du tentorium (fig. 13, 15). Ce territoire porte les origines des muscles situés d'autre part en avant du ganglion frontal (fig. 27, 13), qui, selon Snodgrass, départage les muscles cibariaux et les muscles pharyngiens. Ces muscles sont donc de formation cibariale et le fulcrum, sur lequel ils s'insèrent, est donc bien un organe du cibarium. Cela résulte aussi de la morphologie et de la situation de ce dernier sur le trajet du canal alimentaire : car, d'une part, le fulcrum est constitué par la base de l'épipharynx et de l'hypopharynx (correspondant à la partie de cet organe appelée « sitophore » par Snodgrass chez *Blatta*), et, d'autre part, la cavité qu'il renferme est située immédiatement en arrière du « méat intergnathal » (« food meatus ») de la trompe. Les apophyses postérieures du fulcrum, qui sont hypopharyngiennes, correspondent dès lors à la branche « orale » (postérieure) du suspensorium de l'hypopharynx orthoptéroïde, comme d'ailleurs Snodgrass le reconnaît pour les Culicides. Il faut noter ici le report de l'origine du muscle labral du front sur le clypéus.

Les cavités de la trompe placées en avant du fulcrum, entre les appendices gnathaux (et singulièrement le canal alimentaire épipharyngien), c'est-à-dire le « méat intergnathal » (food meatus, Snodgrass) de l'atrium préoral, s'ouvrent au dehors par le « préstomum » qui se trouve tout à l'extrémité de la trompe où les pièces buccales s'écartent. Ce préstomum est ici en fait la « bouche », c'est-à-dire l'ouverture réelle et fonctionnelle du canal alimentaire

Source MNHN, Paris

de la trompe, formé, comme l'on sait, par l'épipharynx et les mandibules, tandis que la bouche proprement dite (que l'on pourrait appeler « morphologique » par opposition à bouche « fonctionnelle ») est rejetée loin en arrière dans la tête (fig. 63) : réduite à la virtualité pure, elle se trouve à la jonction du canal cibarial et de la pompe pharyngienne antérieure.

Les autres régions antérieures de la tête sont dès lors aisément réductibles à la structure « orthoptéroïde ». Les origines des muscles pharyngiens antérieurs, très éloignées l'une de l'autre, de même que les rétracteurs du fulcrum (M Fulcr 2) définissent le front ; celui-ci s'est donc considérablement étiré dans le sens longitudinal et s'étend de la suture épistomale, qui en est la limite antérieure entre les bases des antennes, jusqu'au sommet de la tête (fig. 13, 15). Là, une suture à peine indiquée le délimite d'un sclérite à peu près triangulaire qui, à notre sens, correspond à la partie antérieure du vertex. Il faut faire remarquer à l'appui de cette thèse que, chez les formes possédant des ocelles, l'ocelle impair, qui est toujours en position frontale, se trouve à peu près au sommet de la tête (cf. Surcouf). Chez *Tabanus*, l'emplacement des ocelles est indiqué par une transparence plus forte de la chitine. Chez la femelle, cette zone frontale interoculaire est parcourue par deux lignes suturales, d'abord parallèles, puis convergentes vers l'ocelle impair virtuel qu'elles semblent contourner. Toute la zone entre la base des antennes et le triangle ocellaire est très réduite, sinon virtuelle, chez le mâle (fig. 28). Mais il existe toujours le sclérite et la suture oculaire, celle-ci toujours doublée par une forte crête intérieure.

Vers le bas, de part et d'autre de la région antérieure du front et du clypéus, se trouvent les genae qui contournent la tête par le bas et portent l'articulation des mandibules, conformément au schéma orthoptéroïde.

A la paroi postérieure (fig. 17) se voient diverses lignes suturales qui délimitent une zone médiane s'étendant du sommet au foramen. Au sommet, l'une des sutures, tracée en U, renferme le « cerebrale » (Hendel, fig. 1859) ; de là partent, à droite et à gauche, deux sutures assez peu marquées, surtout dans leur trajet moyen, qui, se dirigeant vers le bas et tangentes à la zone encaissée du foramen, se perdent au niveau des racines postérieures ventrales du tentorium (I T P). Une suture, postoccipitale celle-ci, donc intersegmentaire, transversale et courbe, relie, au-dessus de la zone du foramen, les deux sutures précédentes ; confondue à celles-ci autour du foramen, elle s'en détache un peu au-dessus de l'invagination postérieure ventrale du tentorium (I T P) pour rejoindre le bord inférieur interne du foramen. C'est immédiatement en avant d'elle que se fixe le muscle dilatateur de la pompe pharyngienne postérieure (Dil Ph P). Bien que les homologies de la partie supérieure sagittale, qui fait pendant à la zone frontale, soient assez incertaines, il nous semble néanmoins que le « cerebrale » corresponde au vertex (Bromley (1926, fig. 2) le désigne par « posterior vertex ») ; la région comprise entre ce vertex postérieur et la région sagittale dorsale correspond, dans sa partie inférieure au moins, à l'occiput, car c'est là que se trouvent les attaches des muscles

Source MNHN, Paris

dorsaux de la pompe pharyngienne postérieure, et, plus bas, l'articulation cardino-tentoriale.

Quant à la région autour du foramen, elle est profondément encaissée, de sorte que toute la tête glisse sur le prothorax assez saillant, la nuque et les sclérites cervicaux étant normalement peu visibles. Dorsalement à ce foramen et recouvrant la membrane nucale comme d'un toit, se trouve le postocciput, sclérite coudé en équerre, qui se détache assez nettement de la zone supérieure par la suture postoccipitale. Au niveau du condyle s'insère, au fond d'une petite invagination, le muscle prothoracique. Puis le postocciput se continue vers le bas jusqu'au niveau des racines postérieures ventrales du tentorium ; cette partie tranche nettement sur les autres par sa plus grande transparence.

Les parties basales du postocciput, perpendiculaires au plan général de la paroi céphalique, forment les saillies internes, sur lesquelles prend appui le muscle prémental. Les invaginations tentoriales sont reliées l'une à l'autre par une étroite bandelette sclérifiée formant, sous le foramen, une sorte de gula (« hypostome », selon Snodgrass) ; le reste de cette zone en avant du foramen est membraneux chez la femelle, sclérifié chez le mâle.

Quant aux parties latérales de la paroi postérieure que Bromley appelle « occiput » et Hendel (fig. 1859) « 4+5e tergite », elles portent les origines du muscle extérieur de la mandibule (muscle cranio-mandibulaire) et du muscle cranio-lacinial (fig. 17). Or, dans la disposition orthoptéroïde, ces deux muscles s'attachent aux genae et aux postgenae ; cette région est donc, à notre sens, homologue des parties basales du vertex et de l'occiput.

La tête semble donc étirée dans le sens suivant une ligne à peu près médiane, ou plus exactement, le grand développement des yeux a provoqué, par rapport à la disposition orthoptéroïde, le rejet vers l'arrière des parties latérales antérieures de la tête. Les éléments sont de plus fortement enchevêtrés et soudés.

### *b*) **Bombylius major L., type orthorrhaphe à trompe mobile.**

Snodgrass (1941, p. 64-65) décrit succinctement l'appareil buccal des Rhagionides, dont « les organes de perforation et de succion ressemblent à ceux des Tabanides », et, chez les Asilides, il signale, à la suite de Whitfield (1925, p. 623 sq., fig. 6-12, 14, 15), l'absence de mandibules, quelques faibles modifications dans la structure de la pompe pharyngienne antérieure, l'absence de la pompe pharyngienne postérieure. Un rapide coup d'œil nous a permis de constater la soudure des stipites ; les cardines sont représentés par deux courtes apophyses portant les insertions musculaires et l'origine des trois muscles moteurs de la maxille se trouve sur la gula. Tous ces types ont, comme *Tabanus*, un rostre fixe. Nous avons étudié plus en détails un type se rattachant systématiquement au groupe des *Asiloidea* (Hendel), mais présentant un rostre et une trompe mobiles : *Bombylius major* L.

Insecte butineur, à trompe fort longue, *B. major* présente une région faciale (fig. 29) médiane membraneuse passant insensiblement à une zone latérale et postérieure sclérifiée, délimitée par l'invagination antérieure

Source MNHN, Paris

du tentorium et la suture épistomale. Le centre de cette zone membraneuse est occupé par un sclérite en fer à cheval articulé au bord de la zone clypéale postérieure. Nous désignons ce sclérite par le terme de « centroclypéus », il correspond au prélabrum de FREY et de HENDEL et aux « tormae » de PETERSON et de JOBLING. Le tentorium se réduit à la colonne ventrale et l'invagination antérieure est nettement visible. De là part la suture épistomale ou « préfrontale » (HENDEL) passant en avant des antennes.

Les mandibules sont absentes.

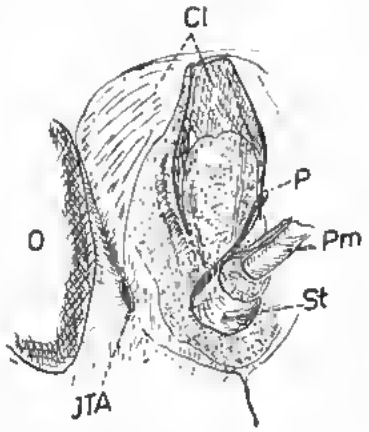



FIG. 29. — *Bombylius major* L. — Région faciale. Territoire clypéal délimité du front non figuré par la suture épistomale reliant les ITA, subdivisé en trois zones : une zone marginale sclérifiée solidaire de la capsule céphalique, une zone membraneuse et souple et le sclérite mobile ou centroclypéus, sur lequel se trouvent les origines des Dil. Cib.

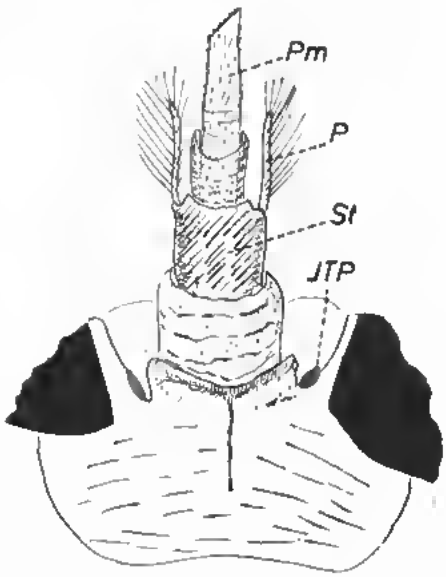



FIG. 30. — *Bombylius major* L. — Vue ventrale de la base de la trompe montrant la soudure des stipites en un bouclier extérieur.

Les maxilles ont, comme les Asilides, les stipides soudés en un bouclier extérieur (fig. 30, 31) réuni, par une membrane, à la capsule céphalique et au labium. Ce bouclier (fig. 31) est prolongé à l'intérieur par deux apophyses cardinales, car celles-ci portent l'insertion du muscle habituel, dont l'origine se trouve sur le clypéus à côté des invaginations tentoriales antérieures. Sur le bouclier lui-même s'insèrent en éventail de puissants muscles (fig. 31) dont les origines se trouvent sur le fulcrum ; ces muscles sont homologues des muscles tentorio-stipitaux des formes à rostre fixe. A l'avant, à côté de l'insertion du palpe uniarticulé, le stipes porte la lacinia, sorte de longue aiguille se plaçant latéralement sur le labium et pourvue de son muscle habituel attaché à la base du tentorium.

Le prémentum est très allongé. A sa base s'insère le muscle rétracteur qui d'autre part a son origine à la base du tentorium (fig. 31). Le premier labelle, allongé comme d'ailleurs aussi le deuxième, est soudé au prémentum ; le

Source MNHN, Paris

deuxième est mobile, il est pourvu du côté interne de quelques pseudotrachées parallèles au grand axe. L'épipharynx dépasse légèrement l'extrémité antérieure du premier labelle et il est soulevé par des muscles labro-épipharyngiens. Le labrum a comme chez les autres types les deux muscles clypéo-labraux se fixant sur le clypéus à l'intérieur des dilatateurs.

Le fulcrum (fig. 31 A) a la même structure que celui des Asilidés (cf. Snodgrass et Whitfield). Mais il est solidaire du centroclypéus mobile grâce à une petite tige (la « branche ») : le tout a l'aspect d'un étrier. Les muscles cibariaux sont disposés suivant les rayons vecteurs d'une ellipse.

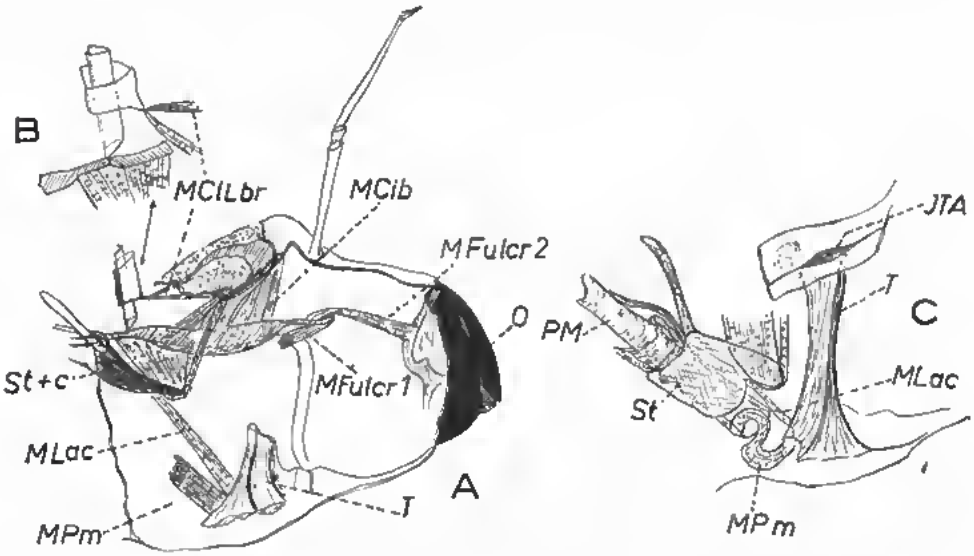



Fig. 31. — *B. major.* — A : Vue d'ensemble de l'appareil buccal ; en B et C, détails. Sur le corps de la maxille (St + C) s'insèrent trois muscles : le M Lac à la base du lobe ; le muscle stipital sur la base de l'apophyse et le bouclier p. p. et le M Card sur l'apophyse extérieure (extrémité). Le M Lac et le M Card conservent leurs origines primitives à la base du tentorium pour l'un et dans l'angle tentorio-génal pour l'autre. Le muscle stipital reporte son origine sur le fulcrum. Trompe mobile.

La fine apophyse fulcrale porte deux muscles antagonistes : celui qui a son origine au clypéus à côté de l'invagination tentoriale s'insère à l'extrémité de cette apophyse fulcrale ; l'autre, inséré plus à l'avant, s'attache à la capsule céphalique dans l'angle intérieur des yeux, qui est donc frontal. A l'avant, le fulcrum est directement articulé à des prolongements de l'épipharynx et de l'hypopharynx (fig. 31 B).

Telle est, rapidement esquissée, la structure morphologique de l'appareil buccal de *Bombylius major*. Celui d'*Anthrax sp.* ne présente rien de particulier ; la trompe est très courte et ne dépasse pas la tête ; mais la musculature est en tous points semblables à celle de *Bombylius*.

Cette disposition suggère l'interprétation suivante de la région faciale et permet de comprendre la morphologie de la face des Cyclorrhaphes et

Source MNHN, Paris

d'homologuer les divers éléments chez les formes qui, comme les Muscides, sont dépourvues de tentorium.

Tout le territoire interne à la suture épistomale correspond au clypéus ; celui-ci comprend donc trois zones : une aire marginale extérieure et postérieure sclérifiée et fixe, solidaire de la capsule céphalique ; une partie moyenne membraneuse et le sclérite en fer à cheval mobile, le centroclypéus, qui est appelé par SNODGRASS (1941, fig. 25 B) « median plate of clypeus », et porte l'origine des muscles dilatateurs cibariaux. La partie membraneuse semble être « préfigurée » chez certaines espèces de Taons (SNODGRASS) par deux petites zones membraneuses longitudinales, les « clypeal grooves », limites latérales de la zone centroclypéale du Taon.

Cette structure de l'appareil buccal du Bombyle nous apprend ensuite que les déplacements des origines des muscles fulcral et stipital sont corrélatives à la mobilité du rostre et de la trompe.

## RÉSUMÉ.

Les principaux résultats concernant l'appareil buccal des Taons peuvent se résumer ainsi :

1) Le territoire clypéal entièrement sclérifié est solidaire de la capsule céphalique. Le fulcrum (cibarium), constitué par les bases de l'épipharynx et de l'hypopharynx, est indépendant du clypéus et soudé aux stylets impairs de la trompe. Il possède deux muscles : l'un (M Fulcr. 2) est cranien ; l'autre (M Fulcr. 1) a son origine sur le tentorium ; ils s'insèrent sur une apophyse postérieure du prolongement hypopharyngien qui est homologue de la branche orale du suspensorium orthoptéroïde. Le fulcrum forme l'ossature de la pompe cibariale, dont les dilatateurs ont leurs origines sur l'aire centrale du territoire clypéal. Le fulcrum n'a pas de connexions avec la maxille. Le clypéus et le fulcrum sont deux éléments de la partie rostrale de l'appareil buccal. Le rostre est immobile, de même que la trompe, formée des appendices gnathaux et des stylets.

2) Le Taon est le seul type de Brachycères qui possède des mandibules. La maxille est ventrale et de structure primitive ; elle comprend le cardo en rapport avec l'invagination postérieure du tentorium et ayant un muscle cranio-cardinal, dont l'origine se trouve sur les genae à côté des invaginations tentoriales antérieures ; — un stipes avec un muscle tentorio-stipital ; — et un lobe, la lacinia, avec un muscle cranio-lacinial.

3) Le labium est mou, sa structure primitive ; ses éléments : prémentum ventral, labellum biarticulé (Lab 1 et Lab II) sont situés sur un même axe ; les premiers labelles (Lab I) sont soudés au corps labial. Il y a trois muscles en plus du rétracteur cranio-prémental ; l'un est ventro-dorsal et oblique d'arrière à l'avant (M Lab 1a) ; les deux autres (M Lab 1, M Lab 2) sont longitudinaux ventraux et meuvent le labellum.

4) Le Bombyle présente les dispositions particulières suivantes : le rostre est mobile ; en conséquence, le territoire clypéal a trois zones : une marginale sclérifiée, solidaire de la capsule, l'intermédiaire membraneuse et l'interne est le sclérite en fer à cheval ou centroclypéus ; le fulcrum est articulé aux stylets de la trompe et solidaire du centroclypéus sur lequel se trouvent les origines des dilatateurs cibariaux ; le muscle stipital reporte son origine du tentorium sur le fulcrum.

Source MNHN, Paris

## C. CYCLORRHAPHA

Nous abordons à présent l'étude de l'appareil buccal du groupe très nombreux et très varié des Cyclorrhaphes, dont la classification est résumée dans le tableau suivant dressé en partie d'après Hendel.

| | | |
|---|---|---|
| *Aschiza* : | *Syrphidae* : | *Eristalomyia sp.* |
| *Schizophora* : *Conopoidea* | *Conopidae* : | *Conops sp.* |
| *Acalyptratae* | | *Tetanocera* |
| *(Haplostomata)* | | *Drosophila* |
| | | *Gastrophilus* |
| *Calyptratae* | *Scatophagidae* : | *Scatophaga* |
| *(Thecostomata)* | *Oestridae* | |
| | *Cuterebridae* | |
| | *Muscidae* : | *Musca* |
| | | *Stomoxys* |
| | | *Glossina* |
| | *Lawaevoridae* : | *Calliphora* |
| *Pupipara* | *Hippoboscidae* : | *Hippobosca* |
| | | *Melophagus* |

### *a*) Aschiza : Eristalomyia sp.

Parmi les nombreuses espèces de Syrphides nous avons choisi, pour l'étude de l'appareil buccal et de la tête, un type à rostre et à trompe allongés, *Eristalomyia spec.* (? *tenax*, L.).

#### 1. Morphologie céphalique.

Comme chez les Taons, la morphologie céphalique est, chez les Syrphides, dominée par le grand développement des yeux composés (fig. 32). Entourés d'un sclérite et d'une suture oculaires, ceux-ci sont séparés, chez la femelle, par une zone interoculaire assez large ; chez le mâle, au contraire, ils sont presque contigus sur la ligne médiane, mais laissent néanmoins entre eux un espace suffisant pour les sclérites oculaires qui se fusionnent en une crête médiane. Cette zone interoculaire « faciale » s'élargit vers le bas et elle est fortement entaillée au milieu ; au fond de cette entaille s'articule, enchâssé dans sa membrane, le centroclypéus, très long et très étroit (fig. 32, 34). Près de l'angle interne des yeux se trouve l'invagination antérieure du tentorium ; la suture épistomale en part de part et d'autre : la branche supérieure rejoint le sclérite oculaire. Le territoire situé entre les invaginations tentoriales, la suture épistomale et le bord antérieur de la face et comprenant le sclérite centroclypéal, est donc le territoire clypéal. La région postérieure de la face est vraisemblablement le front, par analogie avec la disposition réalisée chez d'autres types (*Bombylius*), et porte l'ocelle médian, qui se trouve avec les deux autres au sommet de la tête. Les parties latérales inférieures de la tête, extérieures aux invaginations antérieures tentoriales, sont les genae.

La paroi postérieure (ER, fig. 33), à peu près plate, mais aux bords rabattus

Source : MNHN, Paris

vers l'avant, offre, au centre, une dépression, correspondant à des saillies prothoraciques, au fond de laquelle est percé le foramen. Elle est sillonnée de sutures délimitant les diverses régions. Ces sutures sont : — deux lignes

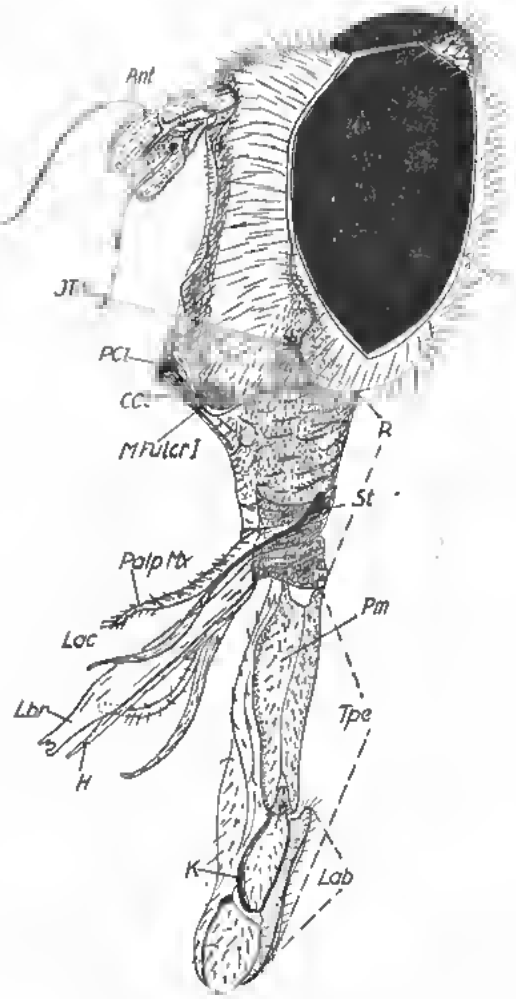



FIG. 32. — *Eristalomyia sp.* — Vue de profil de la tête du ♂. La trompe et le rostre étant complètement évaginés. Profonde entaille au front au fond de laquelle s'articule le PCl. Le labellum est, extérieurement, biarticulé.

« parasagittales » nettes, convergentes, délimitant le « cerebrale » (HENDEL, p. 1737, fig. 1862) ; — la suture occipitale peu marquée et concentrique à la région périforaminale ; — une ligne sagittale qui sur l'occiput prolonge les parasagittales ; — une suture « transverse » doublée comme les précédentes d'une crête interne et qui, partant du condyle, dirigée obliquement vers le haut, rejoint les yeux et sépare les deux régions de la tête appelées par HENDEL



Source : MNHN, Paris

(*l. c.*) « 4+5e tergite » et « 5e sternite » céphaliques, homologues, à notre avis, aux genae ; — enfin la suture postoccipitale, bien marquée, concentrique au foramen et en rapport avec l'invagination tentoriale postérieure.

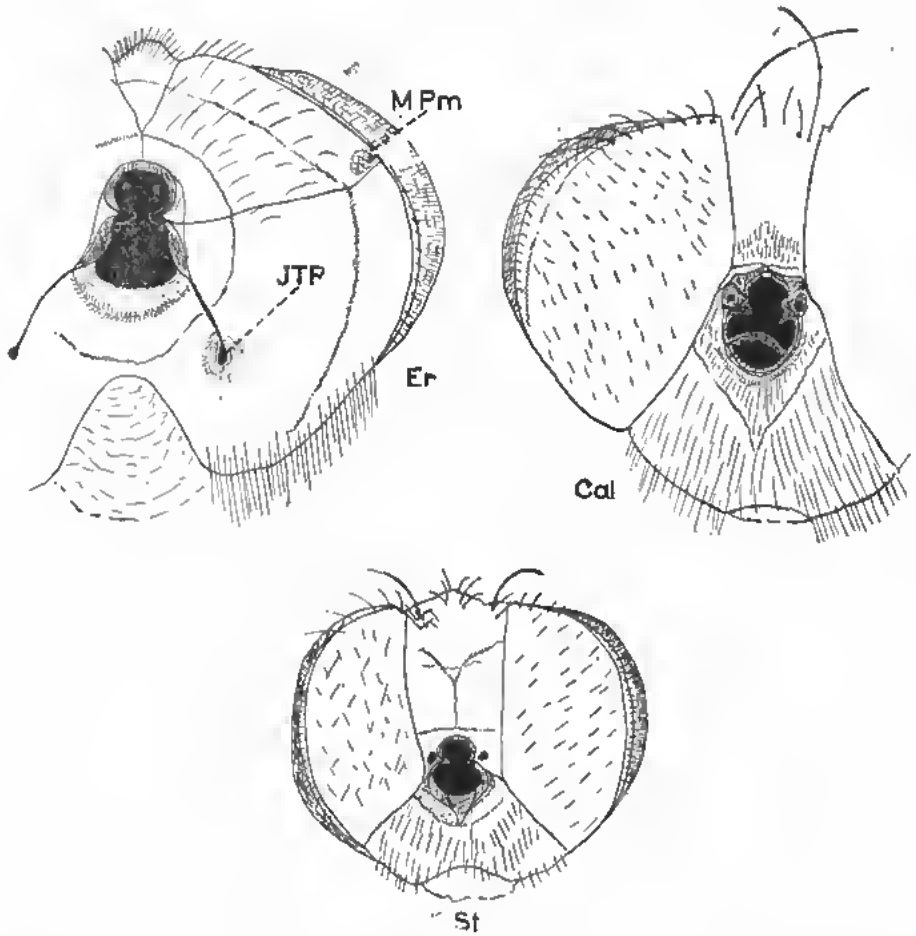



FIG. 33. — Parois postérieures de la capsule crânienne d'*Eristalomyia* (ER), de *Stomoxys* (St) et de *Calliphora erythrocephala* (CAL). — ER : au sommet de la tête, le « cerebrale » ou vertex, triangulaire, délimité par deux sutures « parasagittales » convergentes vers la suture occipitale concentrique au foramen central. Du foramen part une suture sagittale jusqu'aux sutures parasagittales. La suture « transversale » part du condyle et rejoint les yeux à côté de l'origine de M Pm., autour du foramen, une suture postoccipitale rejoint les JTP. Le sclérite autour du foramen est le postocciput, puis l'occiput avec les postgenane latérales. — ST et CAL : les sutures « transversales » sont parallèles et verticales. L'occiput pentagonal et le postocciput très étroit entourent le foramen.

La région périforaminale, profondément encaissée, est formée par l'occiput et par l'étroit postocciput portant le condyle ; ce sclérite forme à l'intérieur de la tête des saillies pyramidales assez élevées (fig. 34). La chétotaxie donne également des indications sur les limites des différentes régions de la tête.

Source MNHN, Paris

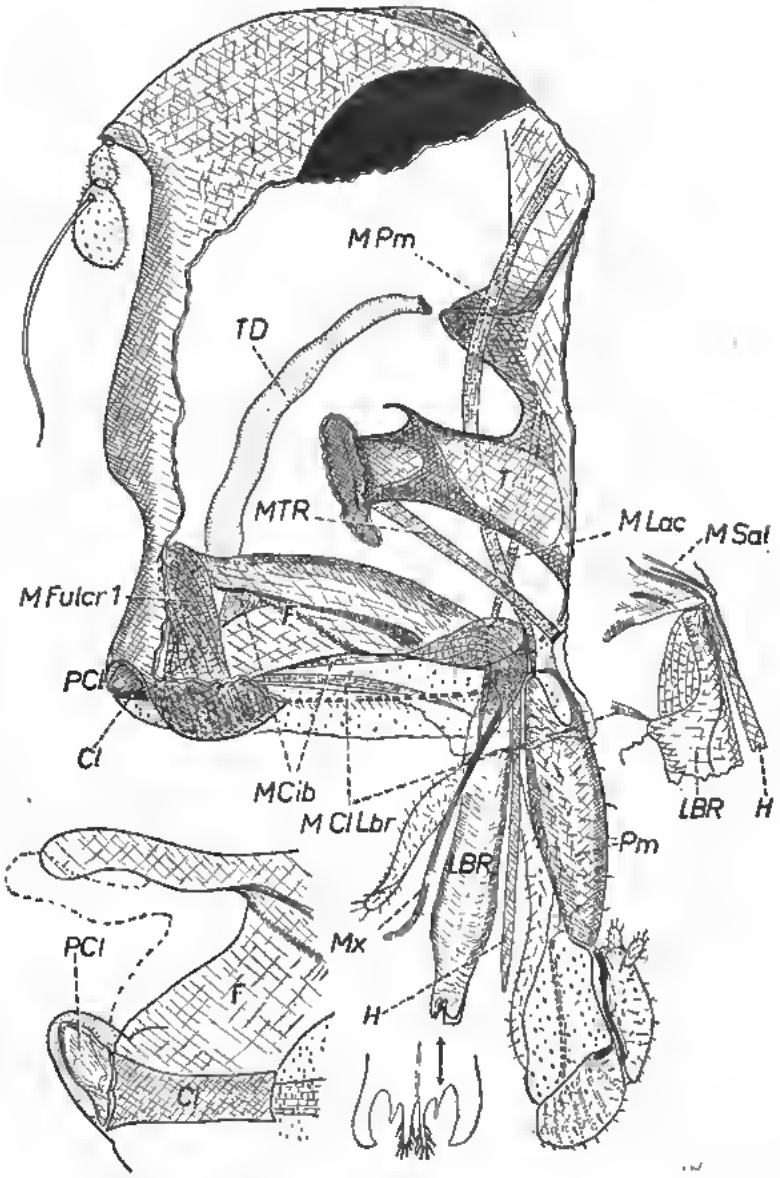



FIG. 34. — *Eristalomyia sp.* — Diagramme de l'appareil buccal, la trompe à demi évaginée. Le M Card est représenté par le MTR ou muscle cranio-rostral. Absence des pompes pharyngiennes. — Détails du clypéo-fulcrum et de l'articulation « jointive » du fulcrum avec les stylets de la trompe.

Ainsi, le sclérite oculaire est toujours dépourvu de soies, qui s'arrêtent à la suture oculaire ; de même à la paroi postérieure, les sclérites de la région périforaminale en sont également dépourvus et lisses.

Source MNHN, Paris

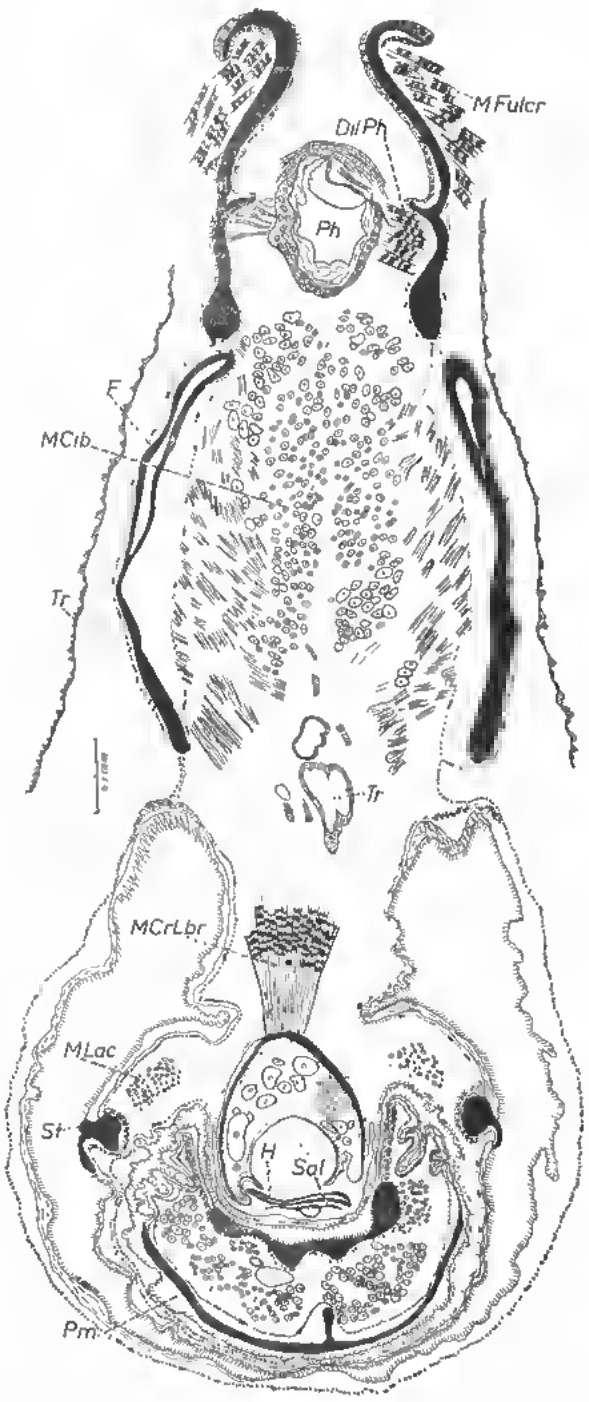



FIG. 35. — *Eristalomyia sp.* — Coupe frontale du cibarium et transversale de la base de la trompe. Présence de muscles à l'angle buccal (désignés par Dil Ph.) et début de l'œsophage ; insertion du muscle labral (M Cl Lbr).

Source : MNHN, Paris

## 2. L'appareil buccal.

L'appareil buccal des Syrphides se compose des mêmes parties que celui du Taon ou du Bombyle, mais nettement plus différenciées : le rostre mobile et invaginable correspond à la région cibariale et la trompe proprement dite ou haustellum repliable sur le rostre qui, outre les stylets impairs, ne comporte que deux éléments pairs, styloïdes, la maxille et le labium.

Les stylets impairs. — Le labrum (LBR, fig. 32, 34, 37) est un sclérite profilé en dièdre portant à l'extrémité antérieure, plus étroite et plus plate,

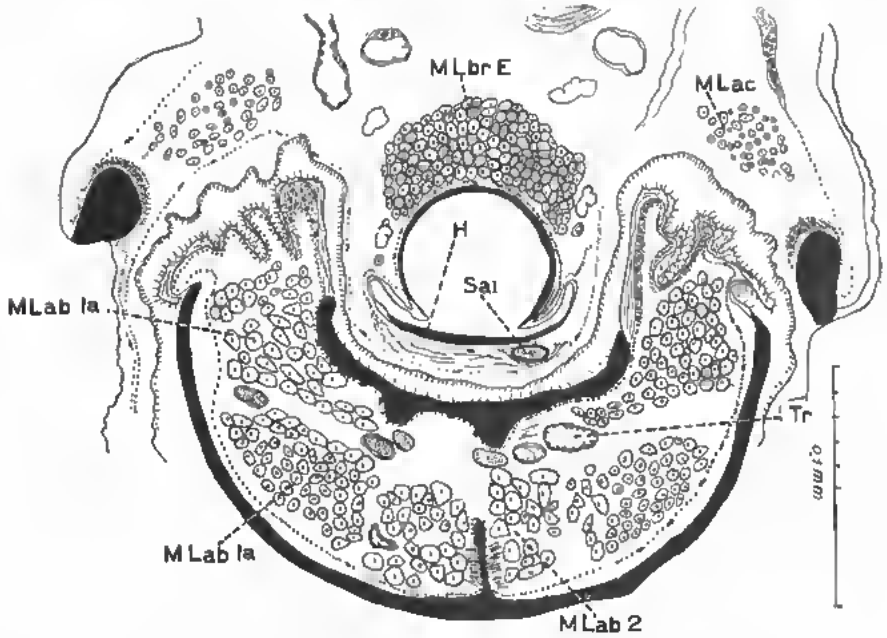



Fig. 36. — *E. sp.* — Coupe transversale de la trompe passant en avant de l'articulation du fulcrum ; la coupe passe donc légèrement plus en arrière et ne passe plus par le labrum. Lire en bas à gauche : M Lab I au lieu de M Lab Ia.

six dents inégales, dont les deux médianes sont frangées. L'épipharynx est une sorte de gouttière, largement ouverte ventralement (fig. 35-37), tandis que l'hypopharynx (fig. 32, 34, 37) est un stylet lamellaire très légèrement concave qui forme par le bas la gouttière épipharyngienne ; simplement apposé à celle-ci dans sa moitié distale, il s'engrène, dans sa moitié basale, avec la membrane reliant le labrum à l'épipharynx. L'épipharynx et l'hypopharynx se prolongent vers l'intérieur de la tête et s'articulent directement au fulcrum. L'entrée du canal salivaire dans l'hypopharynx est reportée en avant.

Le labrum, comme chez les Tabanides et les Diptères en général, ne possède qu'un seul muscle propre : le muscle clypéo-labral (M Cl Lbr, fig. 34, 35). Celui-ci s'insère directement sur la base du labrum, un peu en arrière de la membrane rostrale ; l'origine se trouve sur le clypéus entre les faisceaux

Source MNHN, Paris

des dilatateurs cibariaux. Il y a en outre un système labro-épipharyngien (fig. 35-37) dont les faisceaux radiaires et isolés s'étendent sur la plus grande partie de l'organe.

La maxille. — La maxille (fig. 32, 34, 36, 37), sorte de baguette de tambour légèrement falciforme à l'extrémité libre, est d'une venue et seules les insertions musculaires permettent d'en reconnaître les éléments. Comme chez

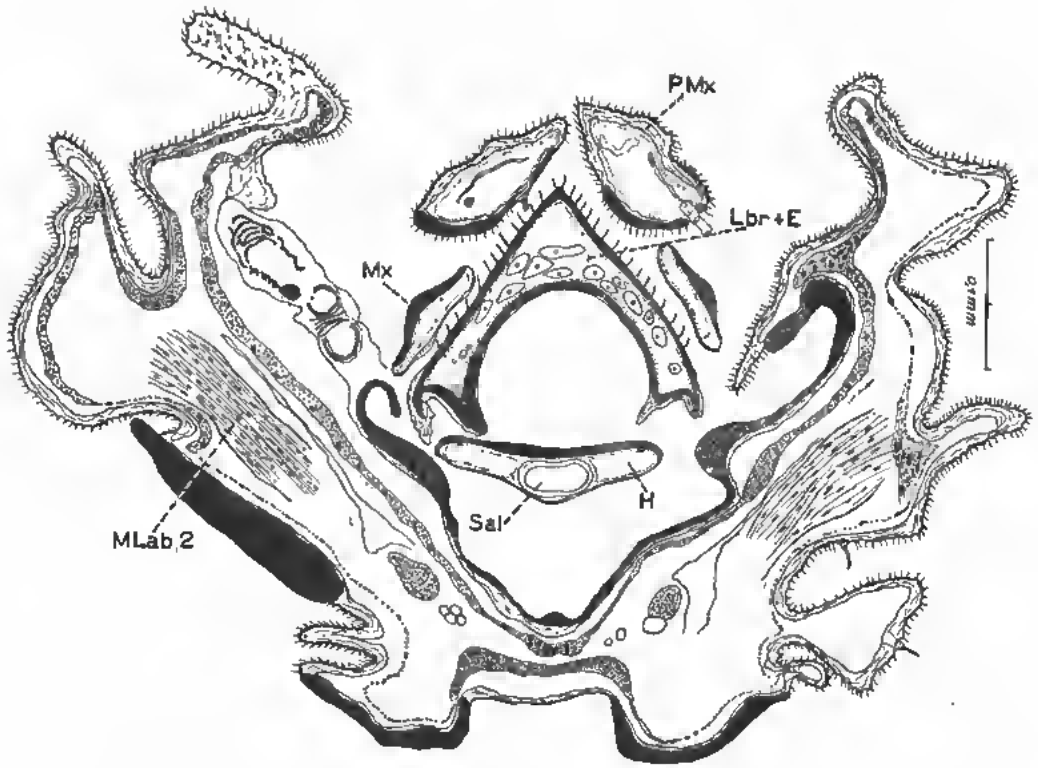



Fig. 37. — *Er. sp.* — Coupe transversale passant par l'extrémité antérieure. Maxilles (lacinia) en dehors du canal alimentaire ; muscles radiaires labro-épipharyngiens.

*Bombylius*, la partie basale est interne et a perdu tout contact avec la capsule céphalique, mais contracte avec le fulcrum d'étroites connexions. D'autre part, le lobe, extérieur au rostre, est placé dorsalement et latéralement (fig. 32, 34, 36, 37) et ne concourt plus à la formation du canal alimentaire de la trompe. Dans l'ensemble, l'on peut dire que la maxille a subi un déplacement vers la région dorsale. Les palpes, relativement petits et uniarticulés, s'insèrent largement sur la maxille à l'endroit où elle perce la membrane rostrale.

La musculature de la maxille est réduite par rapport à celle de la maxille des Orthorrhaphes (Taon, Bombyle) et ne comprend à proprement parler que deux muscles antagonistes. Mais, pour notre part, nous y rattachons le muscle cranio-rostral (MTR, fig. 34).

Source MNHN, Paris

Le premier de ces muscles, court et puissant, à faisceaux tordus, s'insère sur l'extrémité interne élargie de la maxille et, se dirigeant vers l'avant, a son origine sur la partie antérieure du fulcrum, comme chez *Bombylius*. Il est érecteur ; nous l'appelons muscle fulcro-stipital.

Son antagoniste est le muscle cranien qui s'insère sur le lobe maxillaire au niveau du percement de la membrane rostrale et légèrement en arrière de l'insertion du palpe. Il passe intérieurement au muscle fulcro-stipital et a son origine sur la capsule céphalique près du foramen et en arrière du tentorium ; c'est le long et grêle muscle cranio-lacinial.

Nous rattachons au système musculaire de la maxille le muscle cranio-rostral (MTR, fig. 34). Il a son origine sur les genae à côté des invaginations tentoriales antérieures et, dirigé obliquement vers l'avant et dorso-ventralement, il s'insère sur un petit sclérite situé dans la partie membraneuse à la base du rostre. Ce muscle est à notre sens homologue du muscle cardinal des Orthorrhaphes : il en a l'origine, l'orientation et l'insertion ventrale à proximité du tentorium ; le petit sclérite à la base du rostre est le cardo ; il a la même position ventrale proche des invaginations postérieures de tentorium que celui du Taon. Mais ce muscle, que, chez les Cyclorrhaphes, nous appellerons cranio-rostral, n'a plus les mêmes rapports avec la maxille que son homologue chez le Taon : il est rétracteur du rostre et le cardo n'a pas suivi le mouvement de translation dorsale qu'a subi le reste de la maxille syrphidienne.

Le labium. — Le labium d'*Eristalomyia* (fig. 32, 34, 37), comme celui des Tabanides et des Schizophores lécheurs, est un organe en grande partie membraneux et épais ; ventralement il est soutenu par le sclérite prémental concave et, dorsalement, il est aplati ou légèrement en gouttière ; il y présente, de la base à la naissance des deuxièmes labelles, un sclérite étroit dont les bords latéraux sont un peu renforcés. Le labellum comporte le double système d'éléments sclérifiés et son caractère biarticulé est encore ébauché, au moins du côté ventral. Le sclérite baculiforme de l'article postérieur (Lab I ; fig. 32, 34), homologue du « kappa » (Peterson) de *Tabanus*, est situé du côté extérieur et s'articule au prémentum ; il porte une insertion musculaire. Celui de l'autre article (Lab II) est transversal et petit, isolé, et porte lui aussi une insertion musculaire. Un autre élément sclérifié, situé du côté interne des deuxième labelles, fait partie du système des pseudotrachées, car il ne constitue que la paroi externe, très fortement sclérifiée, des gros troncs primaires, dont se détachent les troncs secondaires de calibre plus petit. Ces troncs primaires s'appuient sur le sclérite de la gouttière labiale et portent immédiatement en avant de ce point deux troncs transversaux, dont l'un a lui-même des branches secondaires, tandis que l'autre, passant en dessous du sclérite de la gouttière labiale, se raccorde à celui du côté opposé. Ce système, décrit en détail par Graham-Smith pour *Calliphora erythrocephala*, est soutenu par une fine membrane commune aux deux articles labellaires.

La musculature du labium rappelle de très près celle du labium du Taon,

Source MNHN, Paris

tant quant à la disposition qu'à la fonction des divers éléments. Comme chez *Tabanus* (cf. fig. 63, 64 Tab ER), le prémentum porte les origines des trois muscles pairs ; les insertions de ces muscles se trouvent : — 1) sur la zone antérieure du sclérite de la gouttière labiale (M Lab 1a) ; — 2) sur le sclérite « kappa » du premier article labellaire (M Lab 1) ; — 3) sur le petit sclérite à la base du deuxième article du labellum (M Lab 2). Le rétracteur de l'ensemble est le muscle cranio-prémental s'insérant sur les apophyses postérieures du prémentum ; il a son origine sur la capsule céphalique dans l'angle supérieur formé par la suture transverse et le sclérite oculaire (fig. 33, ER).

Le rostre. — Le deuxième système d'organes que comporte l'appareil buccal des Syrphides est l'ensemble appelé rostre ; il correspond à la région cibariale et comprend un élément superficiel, le centroclypéus, et un élément interne, le fulcrum, qui ont contracté d'assez étroites connexions, fait que nous avons déjà rencontré chez *Bombylius*. L'ensemble clypéus-fulcrum forme l'ossature de la puissante pompe cibariale.

Le fulcrum (F, fig. 34) d'*Eristalomyia* est un organe très allongé, d'un profil triangulaire, ayant deux fortes apophyses postérieures ; les bords de l'organe qui sont hypopharyngiens ont profilé en une large « muraille » qui les rattache au centroclypéus. Ce centroclypéus est lui-même un sclérite très étroit et allongé qui n'occupe que la partie postérieure de la membrane rostrale ; l'articulation au front se fait par l'intermédiaire d'un petit sclérite triangulaire, le postclypéus ; il y a donc, chez l'Eristale, une double charnière centroclypéus/postclypéus et postclypéus/front, comme chez les Cyclorrhaphes lécheurs. Dans l'ensemble, chez l'Eristale, comme chez *Bombylius*, le territoire clypéal est divisé en trois zones : une zone centroclypéale, une zone moyenne membraneuse et une zone marginale, solidaire de la capsule céphalique, et dans laquelle s'est formé le postclypéus.

Le fulcrum ne possède qu'un seul muscle propre, le muscle fulcral I, pair. Très puissant et à faisceaux tordus à la façon d'une corde, il s'insère sur les apophyses fulcrales assez développées et s'attache au fond de la saillie frontale de part et d'autre du centroclypéus (fig. 32, 34). La pompe cibariale est munie de puissants dilatateurs (M Cib, fig. 34, 35), dont les faisceaux, par suite de la petitesse du centroclypéus, sont disposés suivant les rayons vecteurs d'une ellipse, les antérieurs sont donc à peu près parallèles et les postérieurs perpendiculaires au centroclypéus auquel ils se fixent. Nous rattachons à ce groupe le muscle très grêle de la pompe salivaire ; c'est un muscle pair s'adossant extérieurement au fulcrum et dont les attaches se trouvent à la base des apophyses.

Le fonctionnement de ce dispositif est *mutatis mutandis* le même que celui de *Stomoxys*, exposé plus loin.

A la cavité cibariale fait suite l'œsophage, reconnaissable à sa puissante assise musculaire ; il n'y a donc pas ici de pompes pharyngiennes ; il en est de même chez tous les Subizophores. A la naissance du stomodéum se trouvent quelques muscles : ce sont les « rétracteurs de l'angle buccal »

Source MNHN, Paris

qui ont leurs origines sur les apophyses fulcrales du côté interne, alors que les muscles fulcraux (M Fucr 1) se fixent sur les mêmes apophyses, mais du côté externe (fig. 35). Il est probable que ces muscles existent chez tous les Cyclorrhaphes.

### 3. Résumé.

La structure de l'appareil buccal des Syrphides présente les points remarquables suivants :

1) Deux groupes d'éléments sont nettement individualisés et articulés entre eux : le rostre mobile et la trompe ou haustellum.

2) A la maxille : disjonction du cardo et du stipes. Le cardo reste à sa position primitive, ventrale, à la base du rostre où il se présente sous la forme d'un sclérite dans la membrane rostrale. Le muscle cardinal garde ses connexions primitives, mais il devient rétracteur du rostre et, indirectement, de la trompe. Le reste de la maxille (stipes et lacinia) a une position nettement dorso-latérale, les connexions musculaires restant les mêmes que chez *Bombylius*.

3) Le labium ne présente pas de changements notables par rapport à celui du Taon.

4) La jonction du fulcrum au centroclypéus devient plus forte grâce à une large « muraille » latérale, hypopharyngienne au lieu de l'étroite « tige » de celui de *Bombylius*. Il n'y a plus que le muscle Fulcr 1. Le centroclypéus très allongé s'articule au front par l'intermédiaire d'un postclypéus.

## D. SCHIZOPHORA

### 1. Conopoidea et Acalyptratae.

Frey (1921), dans son important mémoire, a étudié de nombreux représentants de ces deux groupes, dont nous n'avons examiné que quelques types, en particulier *Conops* et *Myopa* ainsi que *Tetanocera*, *Sphaerocerca*, *Drosophila*. Nous résumons brièvement le résultat de ces études.

Dans l'ensemble, les appareils buccaux des Syrphides, des Conopides et des Acalyptratae sont construits sur le même plan, bien qu'ils présentent dans les détails quelques différences. Les caractères fondamentaux de l'appareil syrphidien, rappelés ci-dessus, se retrouvent donc chez ces deux groupes : mobilité du rostre et de la trompe, nettement individualisés ; position dorsale de la maxille, la lacinia plus ou moins développée restant indépendante du labrum ; articulation directe du fulcrum à la trompe ; identité de la musculature. Les différences porteront surtout sur le labium.

Les Conopides sont considérés comme les plus primitifs des Schizophores. Leur appareil buccal présente quelques particularités méritant d'être signalées : la trompe (*Conops*, fig. 38) est très allongée, souvent (*Myopa*) les labelles II, longs et étroits, se replient sous le corps du labrum ; le rostre est lui aussi très allongé ; le centroclypéus est très étroit et prolongé vers le front par un postclypéus. Cet allongement du rostre se répercute sur la constitution du fulcrum, car celui-ci, très étroit et relativement court, est comme pédiculé par un long tube qui s'articule directement aux stylets de la trompe, tandis

Source MNHN, Paris

que les apophyses fulcrales postérieures sont fort longues. Ce sont donc les appendices fulcraux qui sont responsables de l'allongement du rostre. Par ce caractère, les Conopides s'opposent aux Syrphides d'une part, dont le corps fulcral est très développé (fig. 34), et aux *Acalyptratae* d'autre part,

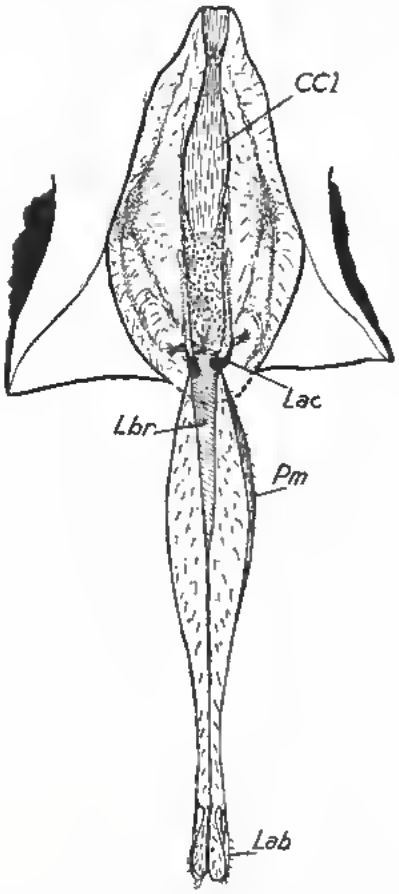



FIG. 38. — *Conops sp.* — Vue de la région faciale, la trompe étant rabattue sur les sternites thoraciques. Le palpe maxillaire est réduit à un moignon portant quelques chètes. Le lobe lacinial est bien visible extérieurement et indépendant du labrum. En avant d'eux et sur la ligne médiane transparaît l'épipharynx. Centroclypéus très allongé, comme chez les Syrphides.

dont le rostre est court. Ce caractère rappelle la disposition du fulcrum des Pupipares (p. 244 sq.).

La maxille de *Conops sp.* a une lacinia très courte et foliacée, en forme de cuilleron (fig. 38). La musculature de cette maxille est identique à celle de la maxille syrphidienne ; toutefois le muscle cardinal (cranio-rostral) a son origine sur la saillie interne périforaminale, par suite de l'absence du tentorium.

Source : MNHN, Paris

Chez les Acalyptratae (ou « Haplostomata », Frey, 1921) (fig. 39, 40), le rostre et la trompe sont généralement très courts et trapus : le fulcrum est de forme plus ramassée ; le centroclypéus est plutôt une sorte d'arc tendu au-dessus de la gouttière fulcrale et enchâssé dans une large membrane rostrale ; il n'y a pas de postclypéus individualisé. Le fulcrum est directement articulé aux stylets de la trompe, comme celui des Syrphides. Le labium, au contraire, se rapproche, par sa structure, plutôt de celui des Calyptratés lécheurs

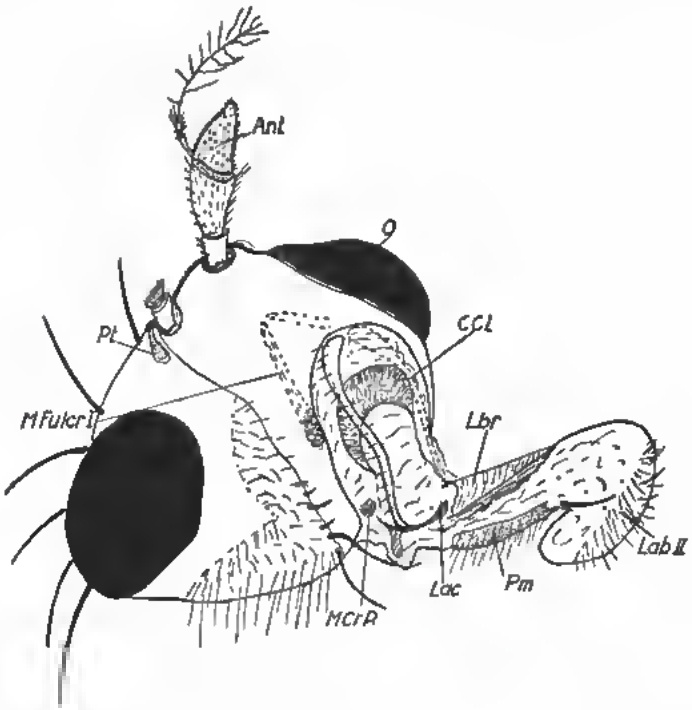



Fig. 39. — *Tetanocera sp.* — Région antérieure de la tête vue de 3/4. Centroclypéus très arqué. Lacinia foliacée et indépendante du labrum. Appendice ventral ou stipes. Tracé des insertions musculaires.

(cf. *infra*, p. 240 sq. et fig. 63 b), la musculature en particulier en a les connexions : outre le muscle cranio-prémental habituel, il y a deux muscles longitudinaux, l'un (M Lab 2) ventral, l'autre (M Lab 1) oblique, tandis que le troisième (M Lab 1a) est nettement transversal.

La maxille ne présente rien de particulier ; le lobe toutefois, toujours indépendant du labrum, est plus ou moins développé et présente une grande variété de formes, tantôt styloïdes, tantôt foliacées, décrites en détail par Frey (1921).

### 2. Les Calyptratés piqueurs : *a*) Stomoxys calcitrans L.

La tête des Calyptratés ou Myodaires Supérieurs, offrant d'importants caractères pour la classification, a été étudiée surtout par les systématiciens, et la

Source : MNHN, Paris

terminologie employée n'a pas toujours une signification morphologique précise. Dans la suite, nous utilisons celle que Seguy donne dans les volumes de la « Faune de France » consacrés aux Diptères et en particulier dans le sixième (1923). L'interprétation en sera donnée plus loin.

Quant à l'appareil buccal, il comprend, comme celui des autres Cyclorrhaphes, deux parties articulées entre elles et mobiles : le rostre et la trompe ou haustellum. Mais le fulcrum (élément rostral) est plus ou moins séparé des stylets de la trompe et en général un petit sclérite plus ou moins triangulaire, appelé « hyoïde » ou « theca », s'interpose entre eux ; ce sclérite est quelquefois remplacé par un ensemble d'anneaux chitineux. Voilà pourquoi Frey (1921) a donné à ce groupe le nom de « *Thecostomata* » par opposition aux « *Haplostomata* », dépourvus d'hyoïde. Disons aussi dès l'entrée que la maxille subit d'importantes transformations.

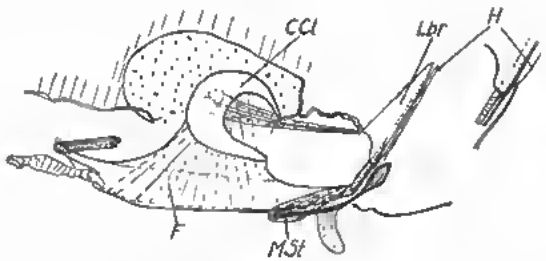



Fig. 40. — *Telanocera sp.* — Cibario-fulcrum ; détail de l'articulation aux stylets de la trompe. Les muscles ne sont pas tous représentés.

## Morphologie céphalique.

Toute l'aire antérieure interoculaire de la tête est subdivisée par Séguy en deux régions : la région faciale, inférieure, et la région frontale, celle-ci se trouvant entre l'occiput et la base des antennes et comprenant le « vertex », le « triangle ocellaire » et le « front » s. str. (cf. Séguy, 1923, fig. 1 et 2)(fig. 41). Ces deux régions préptilinale et postptilinale sont, certes, très différentes d'aspect. La région postptilinale (le « postfrons » de Berlese) est formée d'une bande médiane plus ou moins chitinisée flanquée des zones « génales » (« Wangenplatten », Hendel, p. 1736-37, fig. 1861). A la limite se trouvent sur les genae les soies « orbitales inférieures » (« ori », Hendel). Ces deux zones, la médiane et les latérales, sont d'ailleurs différentes d'aspect : les genae sont pubescentes, tandis que la bande frontale est nue. Au sommet de la tête, l'ocelle médian impair (situé sur le front, selon Snodgrass) est séparé des deux latéraux postérieurs par deux fortes soies « ocellaires », situées apparemment dans le prolongement des « orbitales ».

En avant de la cicatrice ptilinale et de la lunule se trouve la région « faciale » (fig. 41). La partie médiane, formée par la fossette antennaire (que Villeneuve appelle à tort clypéus), recevant les antennes au repos, est limitée latéralement par les branches du ptilinum et antérieurement par un bourrelet

Source MNHN, Paris

s'étendant entre les grandes vibrisses. De ce bourrelet part un sillon plus ou moins sinueux s'arrêtant aux yeux. Par analogie avec les formes possédant un tentorium, les territoires latéraux entourant les yeux sont les genae : elles correspondent aux zones « génales » et aux « facialia » des systématiciens

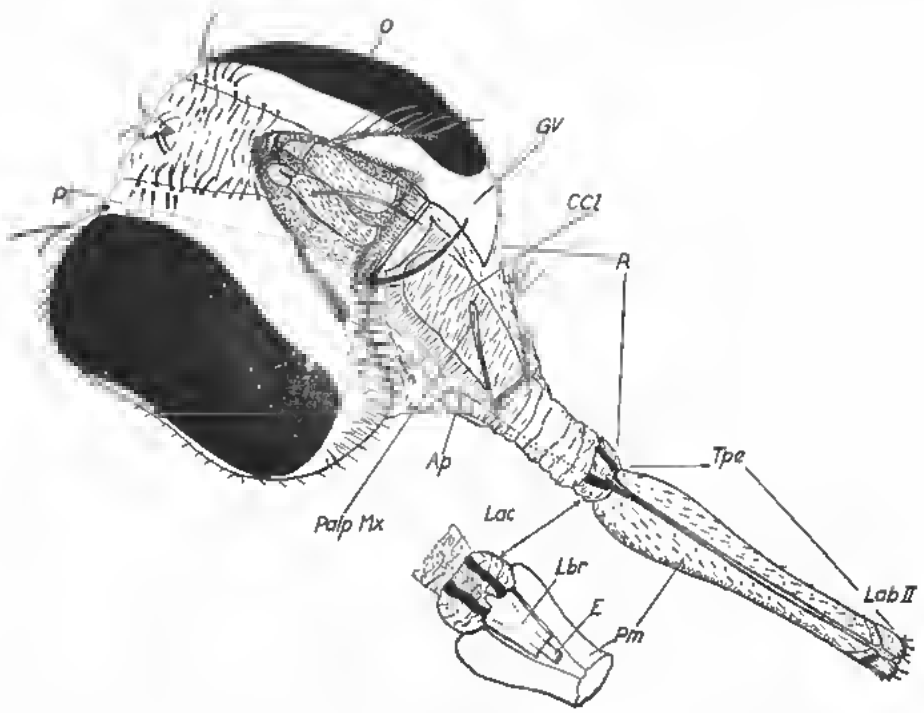



FIG. 41. — *Stomoxys calcitrans* L. — Tête vue de trois quarts, rostre évaginé ; détail de l'articulation des apodèmes (St + Lac) au labrum, vu de face. — Apodèmes en grande partie internes, seule l'extrémité antérieure (Lac) est externe et superficielle. Insertion des apodèmes sur le labrum. Entre les deux insertions le labrum est prolongé par une petite languette pour l'insertion du muscle Cl Lbr (cf. labrum de *Tabanus*, fig. 24). Insertion sur les zones latérales du clypéus (Cl) du M Fulcr 1. La musculature apodémale n'est pas représentée. Palpes éloignés du stipes. Vi, grandes vibrisses.

(cf. HENDEL, p. 1736-37, fig. 1861). La partie située en avant de la fossette antennaire est le territoire clypéal, comprenant, comme d'habitude, une zone marginale sclérifiée portant l'origine du muscle fuleral, une zone moyenne membraneuse, ici fort étendue, et le sclérite mobile centroclypéal. Il est bordé de part et d'autre d'une rangée de chètes ; le « péristome » des systématiciens fait vraisemblablement partie du clypéus.

La paroi postérieure (fig. 33, St) est quelque peu simplifiée par rapport à celle d'*Eristalomyia* : les deux sutures « parasagittales » sont absentes et les deux « transverses », devenues parallèles, se sont rapprochées de la ligne médiane ; elles contournent la zone périforaminale et se continuent vers le

Source : MNHN, Paris

bas par deux fortes sutures faiblement convergentes, doublées intérieurement par une crête.

La zone périforaminale, profondément encaissée et délimitée par une suture peu marquée, est à peu près pentagonale, l'une des pointes dirigée

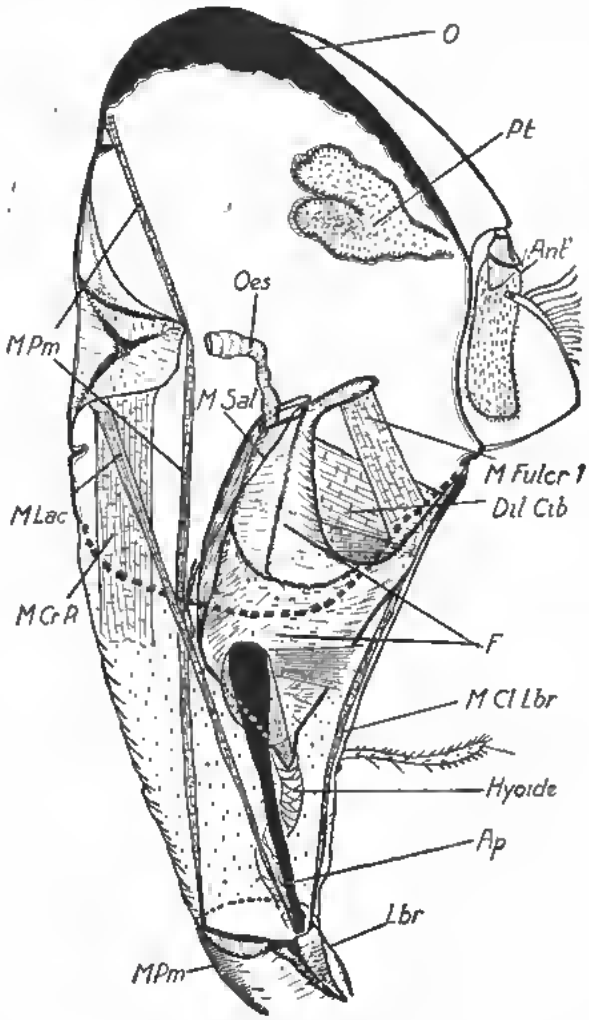



FIG. 42. — *St. calcitrans*. — Schéma de l'ensemble de l'appareil buccal, trompe évaginée. — Pt, ptilinum. L'hyoïde est remplacé par une région de structure « trachéoïde ».

vers le bas. Comme d'habitude, la suture postoccipitale est plus ou moins concentrique au foramen. Le postocciput porte le condyle double auquel s'articule le sclérite nucal et s'attachent les muscles prothoraciques. Les saillies internes autour du foramen sont constituées par ce postocciput.

La chétotaxie permet de caractériser une région sagittale dorsale dépourvue de grandes soies, les régions latérales et gulaires munies de grandes et fines

Source : MNHN, Paris

soies ; enfin, dans la zone périforaminale, les sclérites que nous homologuons à l'occiput et au postoccipput sont totalement dépourvus de soies, mais d'aspect différent.

Le tentorium fait défaut.

### L'APPAREIL BUCCAL.

L'appareil buccal de *Stomoxys calcitrans* L. n'a guère été étudié. A part quelques notes éparses dans les divers mémoires cités, il n'a à mentionner que le chapitre consacré à *Stomoxys* par HANSEN dans AUSTEN : Monograph of the Tse-Tse-Flies (que nous n'avons pas pu consulter), un mémoire sur l'anatomie de la trompe par STEPHENS et NEWSTEAD, et les deux notes que nous lui avons consacrées (GOUIN, 1946).

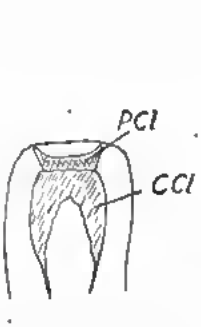



FIG. 43.—Centroclypéus de *Musca domestica*, prolongé par un court postclypéus. Type suceur.

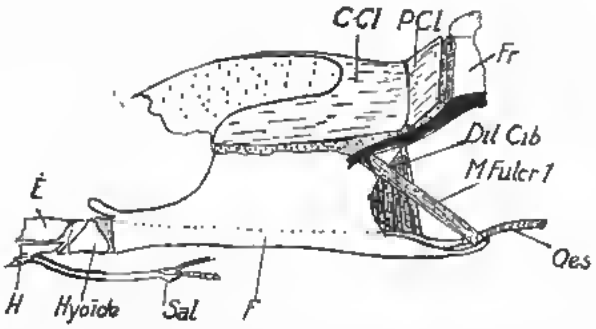



FIG. 44. — *Calliphora sp.* — Région cibariale de l'appareil buccal. Fig. schématisée d'après SNODGRASS et GRAHAM-SMITH. PCl bien développé, articulé au CCl ; double charnière d'articulation au front : CCl/PCl et PCl/front. Le PCl fait partie de la zone marginale postérieure du territoire clypéal.

Le rostre ou cône buccal (fig. 41, 42) est un organe membraneux, très extensible, complètement invaginable dans la tête ; il occupe le large espace entre le péristome et la fossette antennaire. Il comprend les deux éléments sclérifiés : le clypéo-fulcrum et les « apodèmes » ou maxilles que nous avons déjà rencontrés chez les Syrphides.

Enchâssé dans la membrane rostrale, le centroclypéus (fig. 41) est un sclérite plat, à peu près rectangulaire, à bords latéraux et postérieurs renforcés. En avant, il est presque contigu aux palpes maxillaires. Son bord postérieur, muni de deux petites pointes formant condyles, s'articule au front ; cette articulation forme la charnière postérieure du système. Solidaire du centroclypéus par de larges « plaques » latérales, le fulcrum, passablement long et large et constitué comme de coutume, est prolongé vers l'avant par deux petites apophyses latérales triangulaires (fig. 42), tandis que les apophyses fulcrales postérieures sont légèrement arquées, fines et souples. Le « plafond » du canal cibarial est pourvu d'une crête sagittale et s'articule nettement aux côtés internes des plaques latérales du fulcrum (fig. 45, 46, 51). Le fulcrum

Source : MNHN, Paris

et sa cavité cibariale sont séparés du canal alimentaire de la trompe par un tube assez long et souple auquel de nombreux anneaux chitineux anastomosés donnent un aspect « trachéoïde ».

La musculature de ce fulcrum (fig. 42) est en tous points identique à celle du fulcrum des Syrphides. Elle comprend le muscle érecteur, M Fulcr 1, les dilatateurs cibariaux et le grêle muscle de la soupape salivaire. Courts

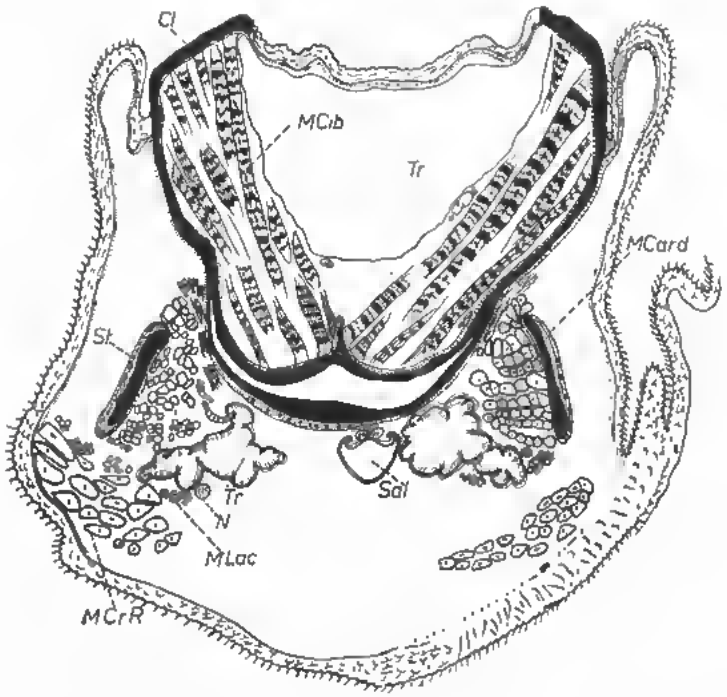



FIG. 45. — *Stomoxys calcitrans* L. — Coupe transversale passant par la région intermédiaire entre l'insertion du M Cr R et l'origine du M Fulcr 1, la trompe étant évaginée. Les faisceaux du M Cib et du M Cl Lbr sont confondus. Entre le fulcrum et le muscle stipital (M Card) quelques fibres du muscle de la pompe salivaire. Sur cette figure et les suivantes, M Card désigne le muscle stipital ; le muscle cardinal est représenté par le muscle rostral (M Cr R).

et gros, les muscles fulcraux (M Fulcr 1) sont tendus entre les apophyses fulcrales postérieures et le « péristome » (zone marginale du clypéus) et sont à peu près parallèles à la fossette antennaire ; leurs origines se trouvent sur la zone marginale du clypéus (fig. 41), inférieurement aux grandes vibrisses et en avant de l'articulation centroclypéofrontale ; ils sont obliques par rapport aux dilatateurs. Ceux-ci ont leurs origines sur le centroclypéus, les faisceaux divergents s'insèrent sur le plafond de la cavité cibariale de part et d'autre de la crête sagittale. Le muscle grêle, adossé au fulcrum, a ses origines à la base et du côté interne des apophyses postérieures (fig. 42).

Le deuxième élément squelettique rostral (fig. 41, 42) est représenté par

Source MNHN, Paris

des « apodèmes labraux » (Snodgrass), souvent assimilés aux stipes (Weber, 1933, fig. 96), mais homologues au stipes et à la lacinia. En grande partie internes et fortement sclérifiés, ces apodèmes, en forme de baguette de tambour légèrement convexe, sont reliés d'une part au fulcrum par de puissants muscles « fulcro-apodémaux » (fig. 42, 45-47, 51), et s'articulent d'autre part avec les bords, à cet endroit un peu renforcés, du labrum, en avant de l'insertion du muscle clypéolabral. Cet ensemble forme ainsi la deuxième et la

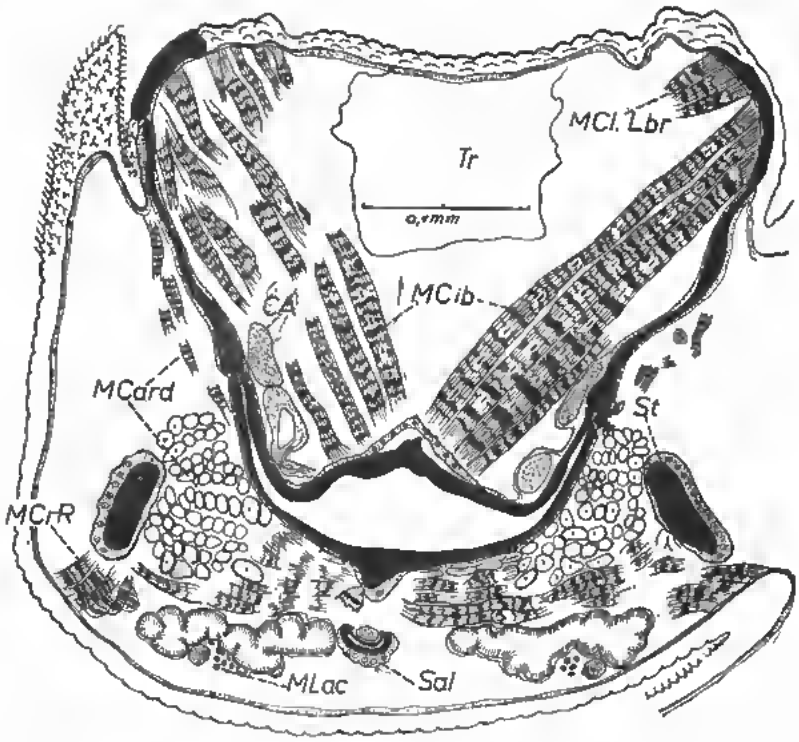



Fig. 46. — *St. calcitrans* L. — Coupe transversale passant au niveau de l'insertion du M Cr R.

troisième charnière de l'appareil rostral. Les apodèmes sont invaginés dans la tête, car on les voit percer la membrane rostrale un peu en arrière de leur articulation au labrum (fig. 41) et, sur les coupes (fig. 45-47, 51), la partie sclérifiée occupe le centre et est entourée d'une couche membraneuse endocuticulaire et d'épithélium. Les palpes maxillaires uniarticulés se trouvent dorsalement en avant du centroclypéus et sont insérés à côté d'un petit sclérite ; un tendon très mince (fig. 47) relie l'apodème à ce sclérite.

Le puissant muscle fulcro-apodémal, érecteur, s'insère sur la partie postérieure élargie de l'apodème ; il se dissocie en deux groupes de faisceaux ; l'un, plus ténu, s'élargit en éventail le long des plaques latérales du fulcrum et a son origine sur le fulcrum au niveau de la jonction avec le clypéus ;



Source MNHN, Paris

l'autre, plus puissant, à peu près parallèle à l'apodème et dirigé vers l'avant, prend appui sur les apophyses fulcrales antérieures (fig. 42).

Le deuxième muscle apodémal (fig. 42, 45, 47) est le muscle assez grêle dirigé obliquement vers les saillies occipitales où il a son origine à côté du muscle cranio-rostral. Son insertion sur l'apodème se fait au niveau où celui-ci perce la membrane rostrale. Il est adducteur de la trompe.

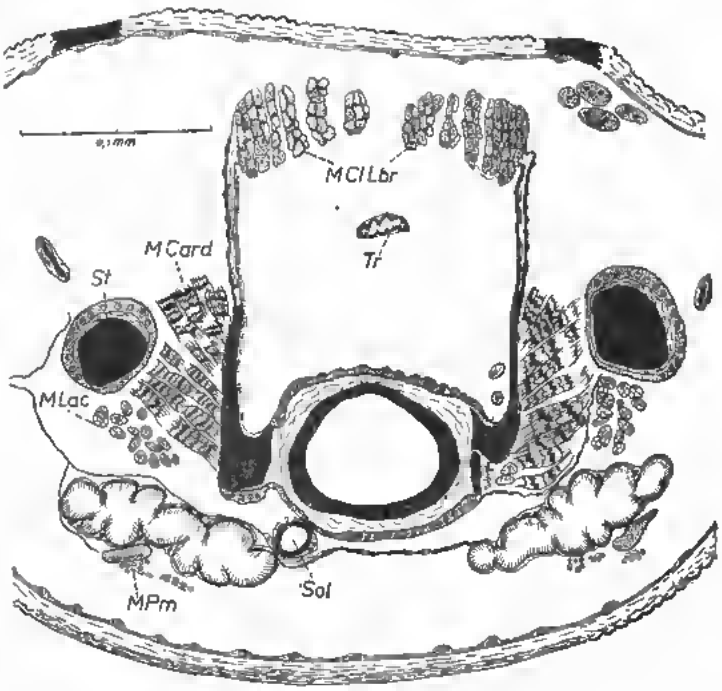



Fig. 47. — *St. calcitrans* L. — Coupe transversale passant par la région « hyoïdienne » du rostre évaginé. Insertion du muscle stipital. Structure de l'apodème : centre fortement chitinisé, épithélium relativement épais et extérieur. Au-dessus, tendon reliant l'apodème (stipes) au sclérite superficiel se trouvant à la base du palpe.

Le système musculaire apodémal de *Stomoxys* a donc les mêmes connexions que celui de la maxille des Syrphides et l'apodème est bien un élément maxillaire, assez profondément modifié il est vrai. Il comprend un stipes bien développé, interne, et une très courte lacinia superficielle (fig. 41, 42) ; le muscle fulcro-apodémal est homologue du muscle fulcro-stipital et le muscle oblique décrit ci-dessus est le muscle cranio-lacinial.

Le cardo, comme chez les Syrphides, est ici représenté par l'aire d'insertion du muscle longitudinal ventral, rétracteur du rostre ou muscle cranio-rostral (fig. 42, 45, 46). Court et gros, ce muscle a son origine sur le côté interne des saillies périforaminales.

La trompe (fig. 41, 63) n'est formée que par le labium, le labro-épipharynx et l'hypopharynx. Le labium (fig. 48-50), de section à peu près ronde, entiè-

Source MNHN, Paris

rement sclérifié, est renflé à sa base en un bulbe conique et effilé à son extrémité libre. Dorsalement il engaine le labro-épipharynx et l'hypopharynx, le plancher de cette gouttière dorsale est pourvu d'une forte crête interne sagittale. Le prémentum ne semble constituer qu'une faible partie du labium et n'a pas d'apophyses ; les labelles II sont très petits, entièrement sclérifiés et pourvus outre les soies sensorielles d'épines et de lamelles formant un tranchant (fig. 63c) ; les labelles I sont très allongés et, d'après les connexions musculaires, semblent former la majeure partie de l'organe. Le labro-épipha-

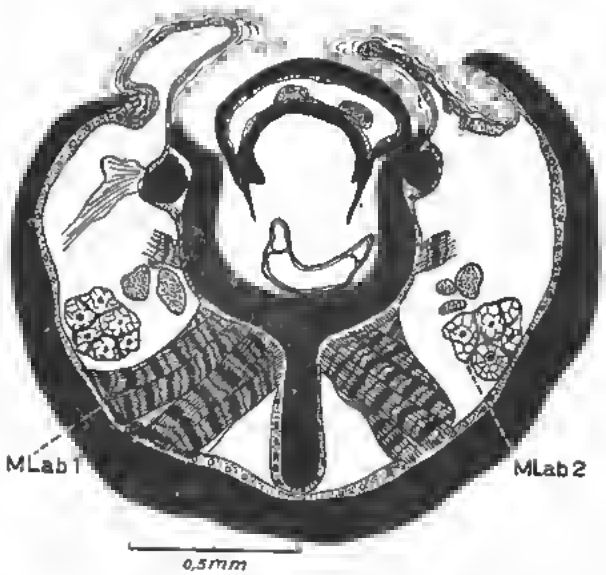



FIG. 48. — *Stomoxys calcitrans* L. — Coupe transversale de la trompe passant près de l'extrémité antérieure. Lire M Lab 1a au lieu de M Lab 1 ; insertion de ce muscle sur l'arête sagittale interne du plancher de la gouttière labiale.

rynx, assez large, bombé, régulièrement diminué en pointe, porte, sur toute son étendue, des soies sensorielles et des muscles radiaires labro-épipharyngiens. L'hypopharynx est un stylet très étroit se réduisant presque au canal salivaire (fig. 48-50, cf. JOBLING, 1935).

La musculature de la trompe comprend d'une part le muscle clypéolabral et d'autre part les muscles labiaux.

Le muscle clypéolabral, pair (fig. 42, 46, 47), s'insère sur la languette du labrum en arrière des apodèmes. Ils se dirigent d'abord en ligne droite vers l'arrière, puis, en deçà de l'insertion des palpes maxillaires qui leur est extérieure, ils s'écartent pour se fixer sur le centroclypéus, intérieurement aux dilatateurs cibariaux (fig. 46, 47).

La musculature labiale comprend d'une part le muscle cranio-prémental grêle et très long ; son origine se trouve près du vertex à côté du « cerebrale », sur le « 4+5e tergite » ; il passe sous le ganglion cérébroïde et une brindille

Source MNHN, Paris

conjonctive l'attache au sommet de la crête périforaminale ; son tendon s'insère sur le côté interne du prémentum un peu en avant de la membrane du cône buccal. Elle comprend d'autre part les trois muscles pairs de la trompe (fig. 48, 50, 63, 64). Le muscle moteur des labelles (M Lab 2) à faisceaux convergents, a son origine sur le prémentum dans la zone basale du bulbe ; il est prolongé par un long tendon jusqu'à son insertion sur les labelles II à l'extrémité libre de la trompe. Les deux autres muscles ont subi d'assez

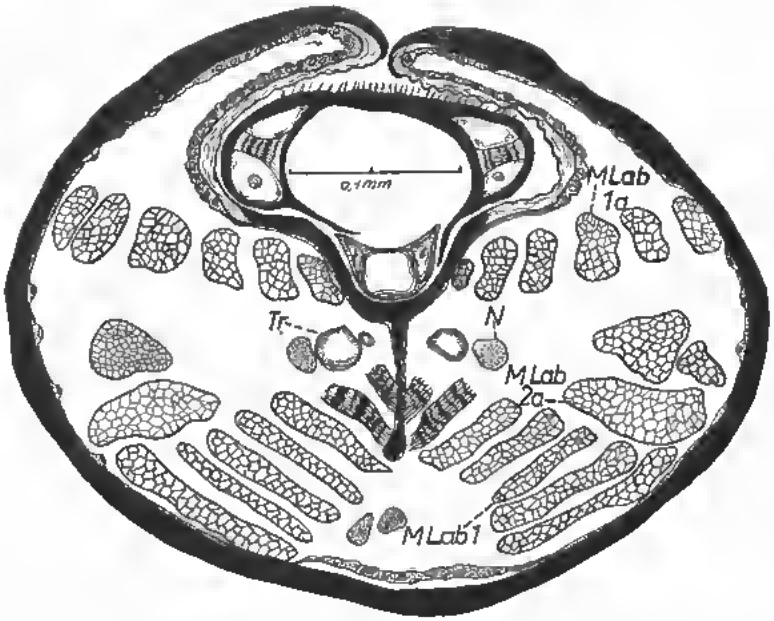



Fig. 49. — *St. calcitrans* L. — Coupe transversale passant par le milieu de la trompe. Intervertir les désignations M Lab 1 et M Lab 1a. La pointe de l'épipharynx s'insinue par accident entre le labium et l'hypopharynx. Remarquer la disposition des muscles M Lab 1 et M Lab 1a.

importantes translations longitudinales et transversales sur lesquelles nous reviendrons. L'un d'eux (M Lab 1a) s'insère sur la crête sagittale interne du plancher de la gouttière labiale que nous avons signalée plus haut ; ses faisceaux sont dissociés et ont leurs origines reportées plus en avant sur le prémentum : ils sont donc dirigés obliquement d'avant en arrière et non plus transversalement d'arrière en avant. Les faisceaux de l'autre muscle, M Lab 1, sont également dissociés, mais orientés en sens inverse, leurs insertions se font sur les bords latéraux de la gouttière labiale.

Le fonctionnement de l'appareil buccal. — Au repos, le rostre est invaginé et la trompe, placée dans le plan sagittal, paraît prolonger l'axe du corps en avant de la tête, l'appareil étant plié au niveau de l'articulation labro-apodémale. La prise du sang au vaisseau doit donc se faire en trois temps : 1° mise en place par l'évagination du rostre et abaissement de la

Source MNHN, Paris

trompe ; 2° pénétration de la trompe dans la peau et aspiration du sang ; 3° retour à la position de repos.

L'évagination du rostre et partant de tout le dispositif est réalisée par les muscles fulcraux. En effet, le point fixe de ces muscles se trouve en avant du bord frontal autour duquel pivotent le centroclypéus et le fulcrum :

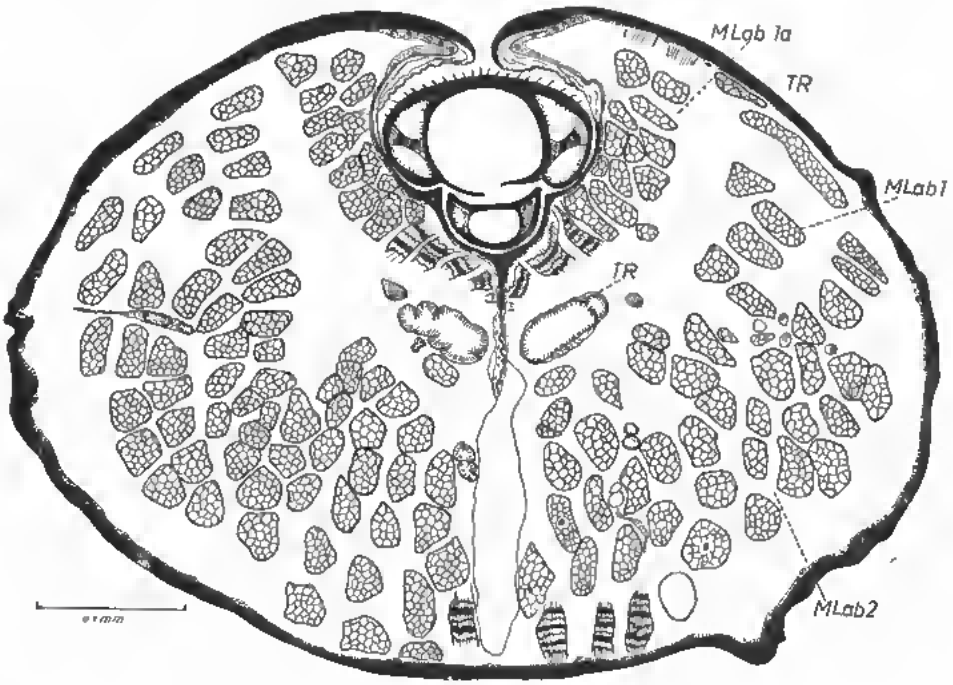



FIG. 50. — *St. calcitrans*. — Coupe transversale de la trompe passant par le bulbe, en arrière des origines du muscle M Lab 1a (supprimer la désignation M Lab 1 ; lire M Lab 1 au lieu de M Lab 1a).

Ces trois figures montrent la sclérification secondaire intense de toute la partie extérieure du labium (comparer avec les figures 36-37, 26, 27) ; la structure de la gouttière labiale, l'arête interne avec l'insertion des muscles M Lab 1 et M Lab 1a, dont les faisceaux sont coupés obliquement. Faisceaux radiaires labro-épipharyngiens. L'épithélium très plat est représenté en pointillé, comme sur toutes les figures.

ces muscles sont donc érecteurs et non rétracteurs. C'est bien ce que l'on observe sur le vivant quand, par une entaille latérale, l'on ouvre la capsule céphalique. Ni la pression sanguine, ni celle de l'air dans les sacs trachéaux spacieux ne suffisent à provoquer l'érection ; d'ailleurs, l'animal (qui ne possède plus la musculature d'éclosion, cf. LAING) est incapable de réaliser une pression suffisante d'une part pour l'évagination du rostre et d'autre part pour vaincre la résistance des tissus à la pénétration de la trompe.

Cette évagination une fois réalisée, la trompe doit être abaissée : elle pivote autour de l'articulation labro-apodémale, mue par les muscles clypéo-labral et cranio-prémental, que l'on peut concevoir comme agissant sur

Source MNHN, Paris

un double système (labral et labial) de leviers, dont le point d'appui est formé par l'articulation des apodèmes au labrum. Le labrum, en effet, est prolongé en arrière de ce dernier point (c'est-à-dire à l'intérieur de la membrane rostrale) par une courte languette, qui forme le bras postérieur du levier labral et donne insertion au muscle dorsal clypéo-labral. La contraction de ce muscle provoque donc l'abaissement du bras antérieur du levier labral, et, indirectement, de toute la trompe : ce muscle clypéo-labral est donc érecteur. Le muscle ventral cranio-prémental agit de même sur le bras de levier labial. Celui-ci est formé par le bord postérieur du prémentum qui, oblique par rapport au grand axe de la trompe, se trouve placé en arrière de l'articulation du labrum. Ce muscle cranio-labial est donc, dans ces conditions, érecteur.

Une fois en place, la trompe pénètre dans la peau à la façon d'un foret, les labelles, grâce aux lamelles tranchantes dont leur bord est garni, forent l'épiderme et élargissent la plaie par un mouvement rotatoire de va-et-vient de la pointe de la trompe, légèrement incurvée. La trompe entière s'enfonce dans cette plaie grâce à la poussée des apodèmes eux-mêmes tirés en avant par les puissants muscles fulcro-apodémaux et elle y pénètre très profondément jusqu'au renflement basal du labium. Ces muscles sont donc érecteurs. L'apodème est maintenu dans la position favorable grâce au deuxième muscle, perpendiculaire à l'autre. Sur le vivant, on constate que l'animal fait de grands efforts, surtout dans la première phase de la piqûre : l'effort de traction des muscles de l'apodème est transmis par l'intermédiaire du fulcrum à toute la tête dont le tremblement est bien visible ; le corps reste à peu près immobile et est arc-bouté sur les trois paires de pattes. La contraction du muscle fulcro-apodémal se semble donc pas être continue, au moins au début, mais rythmique. Une douleur comparable à celle produite par une aiguille n'est ressentie qu'à certains moments qui correspondent, nous semble-t-il, aux mouvements rotatoires de la pointe de la trompe. Le sang est aspiré par la pompe cibariale mue par les dilatateurs, mais la pression sanguine et les muscles labro-épipharyngiens doivent de leur côté contribuer à faire monter le sang dans le canal de l'épipharynx.

Pendant toute cette phase, depuis la mise en place de l'appareil jusqu'au retrait après succion, une coordination s'établit entre les muscles clypéo-labraux, cranio-prémental, fulcro-apodémaux et certains muscles de la trompe.

Une fois regorgée, à tel point que des gouttes de sérum sont expulsées par l'anus pendant et aussitôt après la succion, la mouche, s'appuyant sur ses pattes pour soulever tout le corps, arrache la trompe de la plaie et, non sans l'avoir nettoyée à plusieurs reprises, la ramène à l'état de repos, grâce au muscle rétracteur du rostre et au muscle cranio-labral adducteur de la trompe, ces deux muscles proprement rétracteurs étant secondés au début par le cranio-prémental, les autres muscles se relâchant. Rappelons aussi que les muscles peuvent aussi entrer en jeu indépendamment l'un de l'autre.

Source MNHN, Paris

Tel quel, ce dispositif est remarquable, et par sa grande simplicité, et par sa souplesse. En effet, les pièces squelettiques rigides placées l'une dans

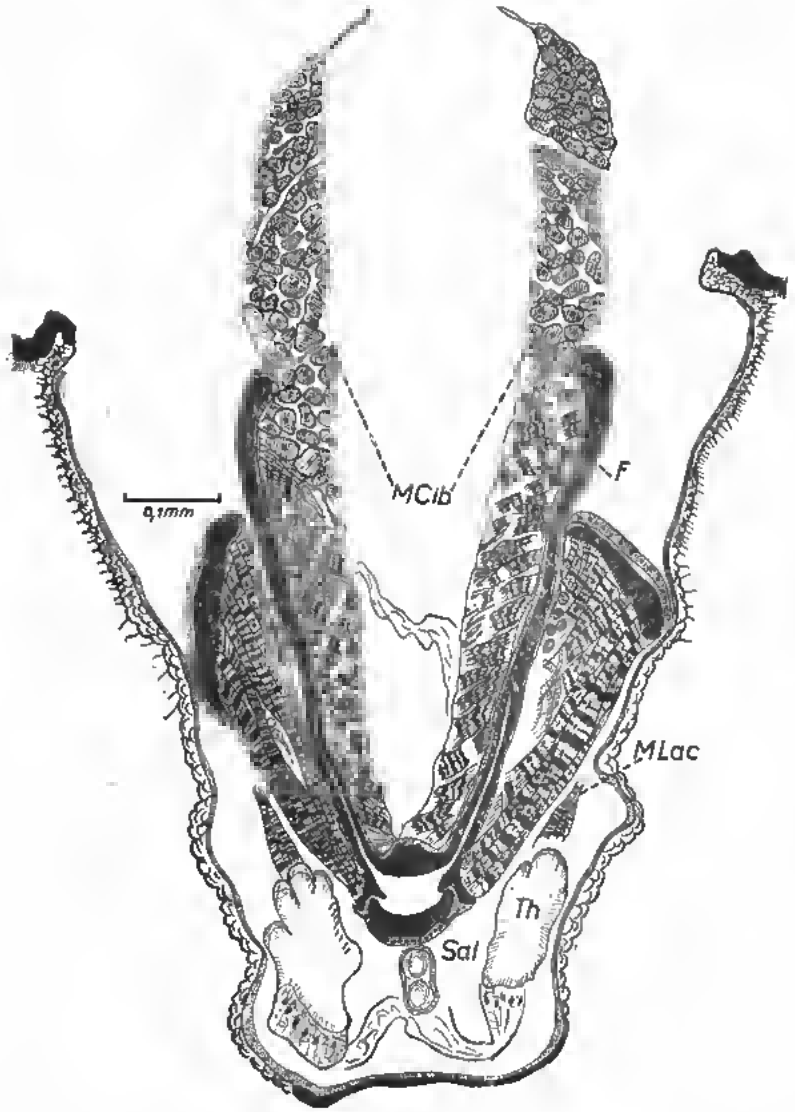



FIG. 51. — *St. calcitrans.* — Coupe frontale du rostre. Origine et insertion du muscle apodémo-fulcral (stipital). Quelques fibres du M Sal. coupés transversalement se trouvent entre le muscle stipital et le fulcrum. Sous le fulcrum de part et d'autre du canal salivaire (au point de jonction des deux conduits) se trouvent des sacs trachéens. Polymorphisme de la membrane rostrale.

le prolongement de l'autre (fulcrum, apodème, trompe) agissent comme des leviers réunis par des pièces souples, les muscles. Il est en effet aisé de

Source : MNHN, Paris

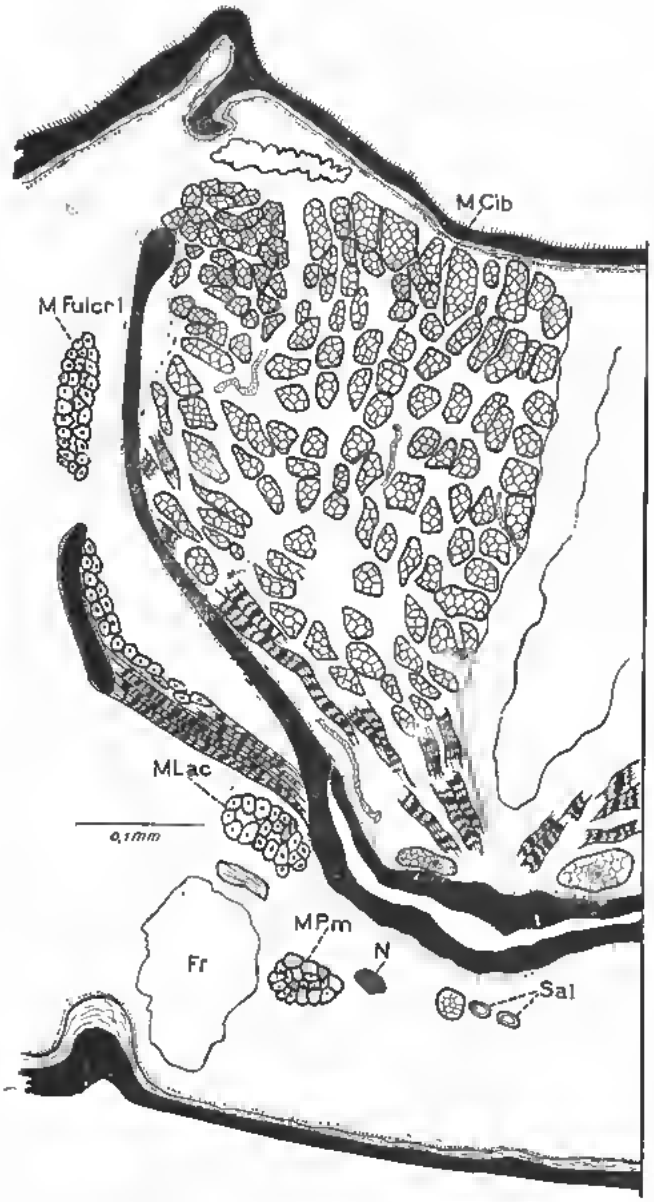



FIG. 52. — *Glossina palpalis* ROB.-DESV. — Demi-coupe transversale passant par le rostre. Rostre court et large (comparer avec les figures 45 et 46). Faisceaux du M Cl Lbr confondus avec ceux du M Cib. Le rostre étant très court, la coupe passe par les M Fulcr 1.

concevoir que la résistance de la peau nécessite, pour être vaincue, une grande puissance, d'autre part cette résistance diminuant brusquement au moment même où la peau est percée, il devient nécessaire d'amortir

Source : MNHN, Paris

le choc en retour dû à cette rupture : ce rôle d'amortisseur est dévolu, nous semble-t-il, aux muscles fulcro-apodémaux.

De plus, dans cet ordre d'idées, il faut mentionner la structure de la partie du tube digestif faisant la jonction entre le canal alimentaire de l'épipharynx et la cavité cibariale : elle est « trachéoïde » chez *Stomoxys*, alors que l'homologue chez les types suceurs est le sclérite « hyoïde », articulé à l'hypopharynx et au fulcrum et plus exposé aux foulures qu'un tube élastique.

### *b*) Les Glossines.

Les Glossines, autres types piqueurs à trompe rigide, ont été étudiées par divers auteurs. Nous n'en citerons que Stuhlmann (1907, *G. tracheoides* et *G. palpalis*), Roubaud (1909, *G. palpalis*) ; puis Jobling (1930, *G. palpalis*) et Snodgrass (1944). Nous avons étudié nous-même un matériel récolté pour nous par les Docteurs Boutet, Jonchère, Kervran et avons résumé l'essentiel dans une note à l'Académie des Sciences (Gouin, 1946). Pour les détails de morphologie externe et de structure interne, nous renvoyons aux auteurs cités, en particulier au mémoire de Jobling.

Les principales différences de structure entre les appareils buccaux de *Stomoxys* et de *Glossina* sont données par la trompe et le rostre. Les Glossines, en effet, ont une trompe longue et effilée, brusquement renflée à la base. La légère courbure lui donne une certaine souplesse, amortissant le choc en retour, que n'a pas la trompe plus courte et plus trapue de *Stomoxys*. L'allongement de la trompe est corrélatif à un raccourcissement du rostre (fig. 52), dont le muscle rétracteur cranio-rostral est absent, et à la nature membraneuse de la région gulaire. Les mouvements du rostre étant de faible amplitude, la mise en place de la trompe se fait par simple pivotement de celle-ci autour de l'articulation labro-apodémale par les mêmes muscles que chez *Stomoxys* et s'insérant de même sur le prémentum et le bras de levier postérieur du labrum. Le fulcrum, de forme plus ramassée, est plus rapproché de la trompe et le tube digestif est pourvu d'un sclérite hyoïde ; les apodèmes sont plus courts et ne dépassent guère l'extrémité antérieure du fulcrum ; quant au centroclypéus (« tormae » selon Jobling), il est dissocié en deux sclérites situés postérieurement, ayant la forme d'un triangle rectangle, dont les côtés de l'angle droit sont parallèles au bord frontal, resp. au péristome. Le centroclypéus a donc perdu le contact, qu'il a chez *Stomoxys*, avec les palpes maxillaires, particulièrement développés chez la Glossine. Les muscles clypéolabraux droit et gauche se rejoignent entre les deux sclérites et leur tendon commun se fixe sur le bord « épistomal » de la fossette antennaire. Les palpes maxillaires ont un muscle spécial qui s'attache à l'apodème à côté du muscle cranio-apodémal et non sur le labrum, comme le dit Jobling. Telles sont les principales différences, elles n'affectent que les détails de structure du plan d'organisation des Cyclorrhaphes piqueurs.

Cette structure de la trompe de la Glossine rapproche les Muscides piqueurs des Pupipares (Roubaud) et, à ce propos, il est intéressant de comparer

Source MNHN, Paris

l'évolution du centroclypéus des Muscides piqueurs (*Stomoxys* et *Glossina*) au sort qu'il subira chez les Hippoboscides.

### 3. Quelques types de Calyptratés suceurs.

Les Calyptratés suceurs se répartissent sur trois familles (Hendel) : les *Cordyluridae* (*Scopeuma* [*Scatophaga*]) ; les *Muscidae* (*Musca*, cette famille comprend aussi les genres *Stomoxys* et *Glossina*) ; les *Larvaevoridae* ou *Tachinidae* (*Calliphora erythrocephala*), ne comprenant pas de types piqueurs.

Ces types suceurs ont fait l'objet de mémoires de plusieurs auteurs (Frey, Kraepelin, Graham-Smith). Renvoyant pour les détails à ces travaux, nous esquissons les grands traits de l'organisation buccale de ces trois types, d'après des recherches personnelles faites sur plusieurs représentants de chaque groupe.

Chez *Calliphora*, le fulcrum (fig. 44) s'articule au bord frontal par une double charnière : centroclypéo-postclypéale et postclypéo-frontale ; l'origine des muscles fulcraux I se trouve à hauteur de la première. Le postclypéus est appelé « trapezoidal plate » par Graham-Smith, le muscle fulcral « retractor of fulcrum ». Le fulcrum est de même plus allongé que celui de *Stomoxys* et les apophyses postérieures fort longues. La morphologie extérieure ne présente rien de spécial par rapport à celle de *Stomoxys* (fig. 33).

Au repos, la trompe est repliée sous la tête, le postclypéus, ramené à l'intérieur, est à peu près parallèle au sclérite frontal ; le fulcrum est à peu près perpendiculaire à la face et à l'apodème ; la trompe, plus spécialement le labrum, forme avec l'apodème un angle à peu près droit, les deux faisceaux du muscle de l'apodème sont l'un, l'érecteur, parallèle à celui-ci, l'adducteur, formant un angle de 45° avec l'apodème ; les muscles fulcraux sont parallèles à la face.

L'érection se fait chez *Calliphora*, comme chez *Stomoxys*, par le muscle fulcral en coordination avec les muscles de l'apodème et les muscles clypéo-labraux (« flexor of labrum »), qui s'insèrent sur le labrum en arrière de l'apodème (et non en avant de celui-ci, comme le figure Gr.-Sm.). Au maximum d'extension, postclypéus et centroclypéus, apodème et labrum sont sur une même ligne, le fulcrum étant à demi dévaginé. Le muscle cranio-labial est donc érecteur, comme son homologue de *Stomoxys*, plutôt que rétracteur, comme l'affirme Gr.-Sm., grâce à un ligament très court qui relie au prémentum son insertion sur un petit sclérite dit « sésamoïde ». Il est évident aussi que, les muscles du fulcrum et de l'apodème se relâchant, il puisse être rétracteur. Les deux autres muscles ventraux, le cranio-labial (« flexor of haustellum ») et cranio-rostral (« accessory retractor of rostrum ») sont rétracteurs.

Quant à la trompe (fig. 63), elle est relativement courte et de consistance molle. La constitution générale, très voisine de celle des Acalyptratés, a été décrite en détail par Graham-Smith. Le prémentum (« mentum ») est relativement grand et large et son extrémité antérieure est bifide ; le plancher de la gouttière labiale dorsale est formé par un sclérite dont les bords latéraux sont épaissis et forment des « paraphyses ». Le squelette des labelles (Lab II)

Source : MNHN, Paris

comprend d'une part la furca ventrale à trois branches, dont la postérieure s'articule au prémentum et d'autre part un petit sclérite baculiforme dorsal s'articulant aux paraphyses. Quant au réseau des pseudotrachées, il est bien développé et différencie à la base une « zone denticulée préstomale » (FREY, 1921), où sont intercalées entre les canaux des lamelles sclérifiées superposées donnant à l'ensemble une teinte plus foncée : ces différenciations n'existent pas chez les Acalyptratés.

La musculature comprend les muscles habituels, mais dans une autre disposition (fig. 63, 64). Le muscle labellaire ppt. dit (M Lab 2) reste longitudinal ventral et s'insère sur la branche latérale (antérieure) de la furca. Le muscle M Lab 1 (« retractor of paraphysis », GR.-SM.) est oblique et dissocié en plusieurs faisceaux qui s'insèrent sur la moitié distale de la paraphyse. Le muscle M Lab 1 a est « transversal » et s'insère sur le sclérite de la gouttière labiale à peu près au milieu du labium. Nous reviendrons plus tard sur l'interprétation de l'anatomie du labium.

Chez *Musca domestica* L., la disposition des éléments musculaires et squelettiques est la même que chez *Calliphora*. Toutefois, le postclypéus (« Aufhängeband », KRAEPELIN) (fig. 43), dont les angles postérieurs sont étirés en pointes formant condyles, est soudé au centroclypéus (« Chitinhufeisen ») un angle ouvert vers l'intérieur ; il n'y a donc qu'une charnière, celle du bord frontal. Chez la Mouche domestique, le muscle fulcral (« Retraktor des Rüssels ») a son point d'appui à hauteur de cette dernière, il est donc érecteur et non rétracteur, comme le dit KRAEPELIN. Le labium a la même structure que celui de *Calliphora*, les paraphyses ne sont pas individualisées et KRAEPELIN ne les mentionne pas. La zone « préstomale » du réseau des pseudotrachées est moins développée que chez *Calliphora*.

La structure de l'appareil buccal de *Scopeuma sp.* est, à de minimes détails près, identique à celle des types précédents. Il y a pourtant à noter que la zone se trouvant entre l'insertion des palpes maxillaires et l'apodème est plus sclérifiée que les zones avoisinantes. Par contre, il n'y pas de postclypéus sclérifié. La zone préstomale des labelles relativement petits porte quelques dents très fortes servant à percer la carapace des insectes dont la mouche se nourrit. Pour les détails de l'architecture buccale, nous renvoyons au mémoire de FREY (1921, p. 155).

En comparant ces trois types de structure, nous constatons qu'ils sont fondamentalement identiques, plus spécialement quant à sa constitution de la maxille et du labium. Seul varie dans les détails le centroclypéus auquel s'ajoute chez les Tachinaires un postclypéus très développé : ce détail, témoin d'une évolution plus poussée, contribue à séparer les Muscides et les *Larvaevoridae*, qui, bien que nombreux, ne comprennent aucun type piqueur.

### 4. **Quelques types à appareil buccal réduit.**

Ces formes se répartissent entre les *Gastrophilidae* parmi les *Acalyptratae* d'une part et d'autre part les *Oestridae* et les *Cuterebridae* parmi les *Calyptratae*.

Source : MNHN, Paris

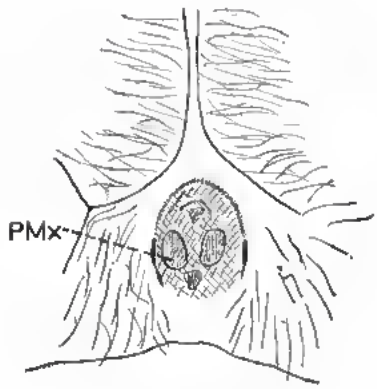



Fig. 53

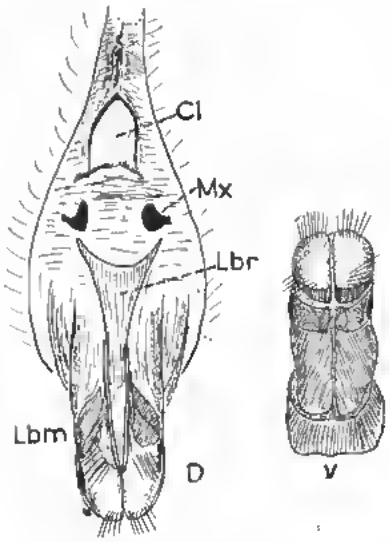



Fig. 54

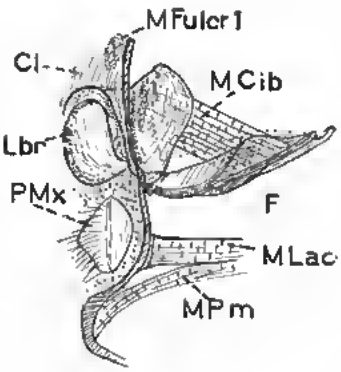



Fig. 55

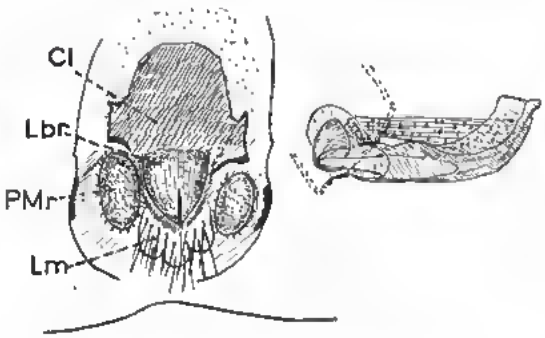



Fig. 56

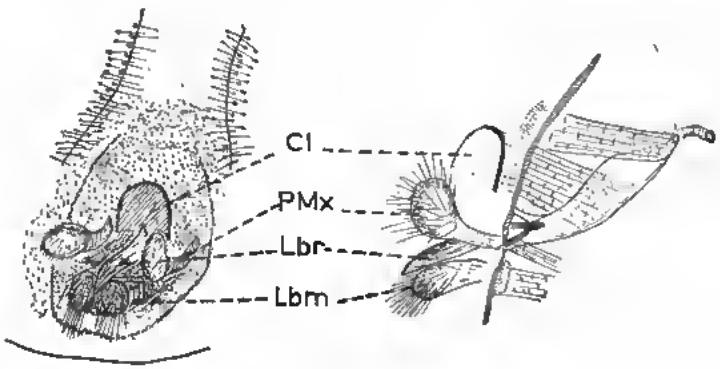



Fig. 57

Source : MNHN, Paris

Nous devons les spécimens de ces derniers à MM. les Professeurs Bequaert et Rodhain. Malheureusement ce matériel est fort rare et nous n'avons pu analyser qu'un ou deux spécimens de chaque espèce, qui, tués aussitôt après l'éclosion, présentaient encore toute la musculature d'éclosion, ce qui ne facilite pas l'étude. Comme les dispositions anatomiques sont comparables dans les deux groupes, nous les traiterons ensemble.

Les formes les moins évoluées sont sous ce rapport les *Cuterebridae*. Chez *Dermatobia cyaniventris* Macq. (fig. 54) (Villarica, Paraguay) l'on peut encore distinguer dans l'étroite région faciale le clypéus et les maxilles (probablement lacinia, par analogie avec les formes normales) ; la trompe relativement bien développée possède un labrum allongé, un labium à labelles relativement indépendants. Le fulcrum est très étroit mais fort long et porte de grandes apophyses, l'apodème est très petit. La musculature, difficilement identifiable par suite de la présence de la musculature d'éclosion, semble toutefois comporter les muscles cibariaux et le muscle clypéo-fulcral, une faible musculature apodémale, probablement aussi la musculature prémentale ; il y a certainement le muscle et la pompe salivaires bien développés. Le labellum a ses muscles habituels, mais plus faibles ; la disposition de ceux-ci est la même que celle des types normaux.

Parmi les *Oestridae*, les *Cobboldiinae* (*Rodhainomyia chrysidiformis* R et B, « élevé de larves dans éléphant », Api, Uele District, Congo Belge, fig. 57) possèdent aussi des rudiments bien reconnaissables : la trompe très courte, avec labrum et labelles, les palpes maxillaires, le clypéus. Le fulcrum est bien développé, tandis que l'apodème se réduit à un stylet très court. La musculature est à peu près complète, mais d'importance très réduite : il y a un muscle labial, un muscle maxillaire probablement lacinial et le muscle de l'apodème. Le fulcrum a ses deux muscles : les dilatateurs s'attachent au clypéus et l'érecteur clypéo-fulcral tout à côté. Il existe un faible muscle de la trompe salivaire ; du fulcrum part un tube digestif rudimentaire.

Une disposition à peu près équivalente se trouve chez *Pharyngobolus africanus* Br. (Api) (fig. 55) de la sous-famille des *Oestrinae*.

L'Oestrine *Rhinoestrus nivarleti* R. et B. (Yambuya, Congo Belge) (fig. 56), au contraire, présente une réduction plus forte de la région faciale ; en particulier, le labium a la forme de trois mamelons, de même que les palpes ; le labrum est une petite écaille triangulaire placée sous le large clypéus. Extérieurement aux palpes maxillaires, une sclérification plus forte évoque les

---

Fig. 53-57. — Vues de la région faciale des types à appareil buccal réduit.

Fig. 53. — *Gastrophilus equi* (*Acalyptratae*). — Fig. 54. — *Dermatobia cyaniventris* Macq. (Cuterebride). — D, vue dorsale de la trompe ; V, vue ventrale. — Fig. 55. — *Pharyngobolus africanus* (Oestrine). Détails de l'appareil buccal. — Fig. 56. — *Rhinoestrus niverleti* R. et B. (Oestrine). — Face et fulcrum et régions voisines vus ventralement. — Fig. 57. — *Rodhainomyia chrysidiformis* (Cobboldiine). — Appareil buccal extérieur, vu de face ; anatomie interne ; de bas en haut : M Pm ; un muscle maxillaire, les stylets maxillaires, le fulcrum avec ses dilatateurs et le M Fulcr 1.

Source : MNHN, Paris

apodèmes. L'anatomie interne révèle en particulier un fulcrum plus faible que dans les formes précédentes, mais reconnaissable, avec de faibles dilatateurs cibariaux.

Chez *Gastrophilus equi* (fig. 53) les traces extérieures sont très faibles et à peine identifiables, tandis que les organes internes sont réduits à leur plus simple expression : le fulcrum est une sorte de petite écaille interne et les muscles sont tout au plus représentés par quelques filaments ou brindilles non identifiables. Les muscles ont-ils été résorbés comme le sont les muscles ptilinaux et autres après l'éclosion ? Cela est bien possible chez les spécimens âgés étudiés. Contrairement aux formes précédentes calyptratées, chez lesquelles la régression se fait par étapes, les Gastrophiles ont atteint d'emblée l'extrême limite de cette évolution.

## E. LES PUPIPARES

Les Pupipares ont une morphologie assez spéciale qu'après Müggenberg (1892) et Massonat (1902), Jobling a décrite sous l'angle comparatif. Parmi les Hippoboscides, cet auteur a étudié *Lynchia maura* Big. et *Melophagus ovinus* L.. Grâce à l'obligeance de M. Remy (Nancy), nous avons pu étudier *Hippobosca equina* L. ; en outre nous avons pu nous procurer d'une ferme des environs de Strasbourg de nombreux individus de *M. ovinus*.

La tête de ces parasites a une allure spéciale : elle est prognathe, aplatie dorso-ventralement ; la capsule céphalique est dite « brisée », c'est-à-dire que les sclérites qui la forment sont dissociés et non soudés comme chez les Cyclorrhaphes. La tête, comme le reste du corps, est fortement sclérifiée.

### 1. Hippobosca equina L.

#### *a*) Morphologie céphalique.

Chez *H. equina*, la structure de la tête (fig. 58), très voisine de celle de *L. maura* étudiée par Jobling (1926, p. 321), comporte une large bande médiane postptilinale (« mediovertex ») d'aspect membraneux, peu sclérifiée et dépourvue de soies, s'étendant jusqu'au sommet de la tête. Là est découpée dans cette aire médiane une zone sclérifiée en forme d'écusson, le « vertical triangle », représentant à notre sens le vertex. Entre les yeux et la bande frontale médiane se trouvent deux sclérites (« vertex »), munis de soies, qui sont les genae. Proximalement à la cicatrice ptilinale, dessinant un arc largement ouvert vers l'avant, se trouve un sclérite (le « frontoclypéus ») à peu près rectangulaire, portant, dans deux excavations latérales, les antennes. Le bord antérieur de cette partie de la face a une profonde entaille pour l'articulation du centroclypéus.

La paroi ventrale est formée par la région gulaire sclérifiée, sauf à l'extrémité antérieure ; elle est bombée en avant du foramen, comme pour former une gouttière pour les éléments du tube digestif et autres, pénétrant dans la tête ; les parties latérales postgénales et génales sont relativement plates. Toute cette région préforaminale est située dans un plan à peu près parallèle

Source : MNHN, Paris

au plan frontal du corps. Au contraire, la région située en arrière du foramen à peu près central, est en creux dans sa partie médiane, en relief latéralement et inclinée d'environ 45° vers l'arrière, formant donc d'une part un angle aigu avec le front et le vertex et d'autre part recouvrant le pronotum, qui vient se loger dans le creux médian. On y remarque de plus deux sutures concentriques au foramen séparant l'une, l'occipitale, le vertex et l'occiput, l'autre, la postoccipitale, l'occiput du postocciput. De part et d'autre du foramen et en dehors de la suture postoccipitale, se trouve une large invagination, mais peu profonde, formant à l'intérieur de la tête une faible

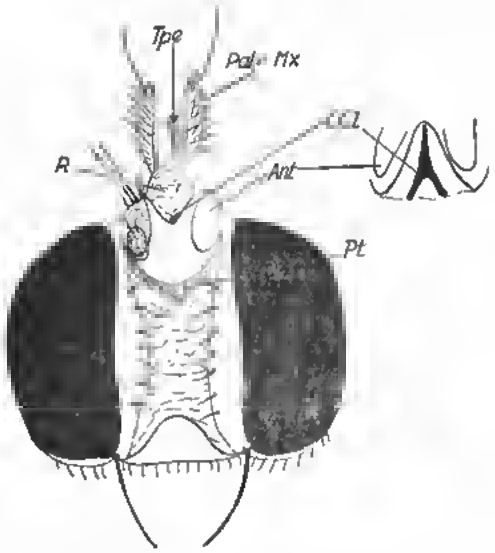



FIG. 58. — *Hippoposca equina*. — Vue dorsale de la tête. Comparer avec la figure 59 et les figures 32, 39, 41.

saillie postgénale, comme chez *Stomoxys* et les Cyclorrhaphes lécheurs. La tête, légèrement inclinée, a une position intermédiaire entre la prognathie et l'orthognathie.

### *b*) L'APPAREIL BUCCAL.

L'appareil buccal est construit sur le même plan que celui des Cyclorrhaphes.

La longue trompe, effilée et courbe, a la même constitution que celle des Glossines, mais invaginable, peut être retirée jusqu'au fond de la capsule céphalique, le bulbe basal venant buter contre la paroi postérieure.

L'espace rostral est assez étroit, la membrane, très extensible, s'invagine comme un doigt de gant. Les apodèmes ne sont guère différents de ceux des Cyclorrhaphes. Le fulcrum par contre est passablement modifié. Le corps du fulcrum a sensiblement la forme d'un étrier : le fond est en cuilleron, les parois latérales sont réduites à deux branches soudées au centroclypéus.

Source : MNHN, Paris

Les apophyses sont très courtes, voire inexistantes. Vers l'avant, le fulcrum se raccorde au canal alimentaire de la trompe par une sorte de long appendice tubulaire, flexible et soudé au corps du fulcrum, et qu'à la suite de PETERSON JOBLING appelle hyoïde ; cet appendice rappelle en effet le tube trachéoïde de *Stomoxys*. Le centroclypéus est étroit et court, en forme d'un U dont la branche tranversale porte une cheville s'articulant au bord antérieur de la capsule céphalique.

Quant à la musculature, elle ne possède pas le muscle cranio-rostral ; le muscle cranio-prémental (« retractor of haustellum ») ne subit guère de modifications, ses origines se trouvent latéralement et dorsalement au foramen. Le muscle apodémal est plus puissant que celui des Cyclorrhaphes et ses

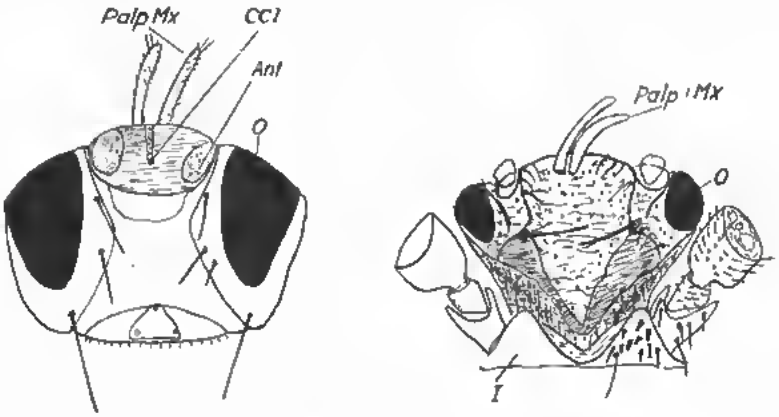



FIG. 59. — *Melophagus ovinus*. — Vues dorsale et ventrale de la tête. Clypéus complètement sclérifié, sauf une petite zone à l'avant, au fond de laquelle s'articule le CCl, interne (renvoi CCl). A, fossette antennaire. La vue ventrale montre l'écartement des prosternites; la paroi ventrale est en grande partie membraneuse.

faisceaux sont dissociés en trois groupes. Ceux du premier groupe (que l'on pourrait appeler muscle apodémal s. str.) reportent leurs insertions vers l'avant sur la tige de l'apodème qu'ils contournent pour se fixer sur le prolongement fulcral antérieur, homologue donc p. p. de la pointe antérieure fulcrale des autres Cyclorrhaphes ; les faisceaux du deuxième groupe se fixent sur le centroclypéus à la jonction avec les baguettes fulcrales ; ceux du troisième sur le corps du fulcrum à la base des baguettes. JOBLING les appelle respectivement « retractor » et « elevator of the stipites ». Le muscle cranio-apodémal (« retractor of the rostrum ») a ses origines au fond de la capsule céphalique à côté du foramen : c'est lui qui a le principal rôle dans la rétraction de la trompe, dont il ramène la base bulbeuse jusqu'au fond de la capsule céphalique.

Le fulcrum a lui aussi les mêmes muscles que celui des Cyclorrhaphes : un muscle fulcral érecteur, dont les origines se trouvent en avant des fossettes antennaires, et un muscle dilatateur cibarial qui a son origine sur

Source : MNHN, Paris

les branches latérales du centroclypéus. Le fonctionnement de ce dispositif est analogue à celui de l'appareil buccal des Cyclorrhaphes Calyptratés.

### 2. Melophagus ovinus L.

#### *a*) Morphologie céphalique.

La structure de la tête (fig. 59) de cette espèce est plus évoluée que celle de la tête de *H. equina*, comme d'ailleurs le parasitisme de cet animal est plus strict. La région dorsale de la tête, aplatie, a la forme d'un bouclier. La partie postptilinale est formée de trois sclérites (vertex et genae) plus ou moins triangulaires, la bande frontale n'étant plus qu'une étroite zone membraneuse séparant le vertex et les plaques génales ; celles-ci considérablement développées aux dépens des yeux réduits à une bande pigmentée latéro-postérieure relativement étroite et entourées comme d'habitude par le sclérite oculaire. La région préptilinale est aplatie, ovoïde ; elle correspond au front p.p. et, à l'avant, au territoire clypéal p.p.. La zone médiane de ce territoire clypéal, membraneuse chez *H. equina* et les Cyclorrhaphes, est envahie, chez *M. ovinus*, par une sclérification secondaire qui ne laisse libre qu'un étroit sillon (« furrow », Jobling) sagittal, aboutissant à une sorte de minuscule anneau central. La partie antérieure du territoire clypéal est, au contraire, membraneuse (comme chez les Cyclorrhaphes) et forme la membrane rostrale qui s'attache au bord antérieur (qui est ici clypéal) de la capsule céphalique. Le centroclypéus, réduit aux deux branches d'un V largement ouvert, s'articule par une sorte de bouton à l'anneau central du sillon sagittal signalé plus haut ; il est, par suite de la sclérification secondaire du territoire clypéal postérieur, devenu interne, alors que chez les autres Cyclorrhaphes et chez *H. equina*, il s'articule au bord antérieur (frontal) de la tête. C'est donc au niveau de cette articulation qu'il faut chercher la limite entre le territoire clypéal et le front.

Les parois ventrale et postérieure ont dans l'ensemble une forme pyramidale. Une coupe dans le plan sagittal de la tête est à peu près un triangle rectangle dont l'hypoténuse est formée par la région gulaire entièrement membraneuse. La paroi postérieure, percée au centre du foramen, forme avec la paroi dorsale un angle sensiblement droit : la tête de *M. ovinus* est donc parfaitement prognathe, c'est-à-dire que l'axe de la tête (ligne foramen-rostre) prolonge celui du corps, alors que chez *H. equina* ces deux axes font un angle ouvert et que chez les Cyclorrhaphes l'axe de la tête, perpendiculaire à l'axe du corps, est une ligne reliant le vertex au rostre. La verticalité de la paroi postérieure, aux contours triangulaires, fait que la région gulaire, écartant les prosternites, arrive en contact avec le mésosternum. Cette disposition jointe à l'absence des ailes donne à ces Pupipares l'aspect de poux.

#### *b*) L'appareil buccal.

Quant à l'appareil buccal, il a la même disposition générale que celui de



Source MNHN, Paris

*H. equina*. Les modifications assez importantes concernant les connexions du centroclypéus ont été signalées plus haut.

### *c*) Conclusions générales sur les Pupipares.

Les caractères morphologiques de l'imago et les particularités du développement larvaire font des Pupipares un groupe nettement caractérisé. Par contre, et en raison même de ces particularités, la place qu'il occupe parmi les Cyclorrhaphes, auxquels il appartient incontestablement, est restée longtemps indécise. Roubaud le rapproche des Glossines ; Jobling, à la suite de Falcoz, rattache les Hippoboscides aux Calyptratés, les Nyctéribiides et les Streblides aux Acalyptratés. Hendel range ces trois familles parmi les Acalyptratés.

Mais d'autres auteurs, en particulier Hennig (1941), tout en reconnaissant son origine polyphylétique, admettent une descendance des Calyptratés pour des raisons tirées de l'étude de l'abdomen, du thorax et des antennes ; le deuxième article de celles-ci présente en effet la fente caractéristique des Calyptratés, quelquefois d'ailleurs oblitérée par la forte sclérification secondaire.

L'étude succincte de l'appareil buccal nous fournit, à notre sens, des arguments en faveur d'un rapprochement des Pupipares, en particulier des Hippoboscides et des Calyptratés : la structure de tout l'organe chez les Hippoboscides, les Nyctéribiides et les Stréblides (cf. Jobling) est manifestement « muscidienne ».

### *d*) Résumé et remarques générales sur les Cyclorrhaphes.

De l'étude comparative des appareils buccaux des divers types de Cyclorraphes se dégagent les quatre plans d'organisation suivants :

1° Le plan « syrphidien », dont *Eristalomyia* représente un type évolué (voir plus haut, p. 223) ;

2° Le plan « acalyptraté », valable aussi pour les Conopides. Par rapport au précédent, il se caractérise essentiellement par la réduction de la lacinia, la situation plus dorsale de celle-ci et son indépendance du labrum ; par la musculature labiale qui est disposée selon le plan calyptraté lécheur ; par la juxtaposition du fulcrum et des stylets de la trompe ;

3° Le plan « calyptraté lécheur », valable pour les Muscides et les Larvaevorides : l'apodème (= stipes et lacinia très réduite) s'insère sur le labrum ; le fulcrum et le centroclypéus sont très développés, séparés des cavités de la trompe par l'hyoïde ; la musculature labiale comprend un seul muscle longitudinal ventral, le M Lab 2, un muscle oblique ventro-dorsal et d'arrière en avant, le M Lab 1, et un muscle « transversal » entre le prémentum ventral et la gouttière labiale dorsale, le M Lab 1a ;

4° Le plan « calyptraté piqueur » (*Stomoxys*, *Glossina*, Pupipares) caractérisé essentiellement par de très fortes translations latérales et longitu-

Source MNHN, Paris

dinales des éléments sclérifiés et musculaires du labium (fig. 63, 64) et une intense sclérification générale du labium.

Indépendamment de ces caractères fondamentaux des divers plans, l'appareil buccal présente diverses modalités : Les deux parties le constituant peuvent, en effet, être plus ou moins allongées. *A priori*, un tel allongement peut porter soit sur le rostre, soit sur la trompe, soit sur les deux à la fois. La première modalité est réalisée chez beaucoup de types et se trouve chez *Eristalomyia* parmi les Syrphides, chez les Muscides, les Larvaevorides, etc. ; le centroclypéus est, chez ces formes, prolongé par un « postclypéus » plus ou moins allongé. Les Glossines et les Pupipares nous donnent un exemple du troisième mode : chez ces espèces, tout l'allongement porte sur les éléments de la trompe : labro-épipharynx, hypopharynx, prémentum et surtout premier labelle ; le rostre, au contraire, est court et même proportionnellement réduit, de même que le centroclypéus. *Stomoxys*, lui, occupe la position intermédiaire : le rostre et la trompe ont à peu près la même longueur ; comparativement à *Musca* et aux types suceurs en général, la trompe est plus longue, dépassant la tête, le rostre, et plus spécialement le centroclypéus, est plus court ; par rapport à la Glossine, ces proportions sont inversées. Les Conopides présentent un autre cas de ce genre ; chez ceux-ci (fig. 38) d'ailleurs, les labelles II contribuent largement à l'allongement de la trompe.

Les Calyptratés possèdent un « hyoïde ». Ce sclérite est remplacé chez certaines formes vulnérantes par un tube souple dont la structure rappelle celle des trachées. Toutes les formes présentent cette disposition ; *Stomoxys* et Pupipares ont un rostre invaginable et à mouvements de grande amplitude. Le remplacement du sclérite hyoïde est donc, nous semble-t-il, lié à deux conditions : grande rétractilité du rostre et rigidité de la trompe, conditions réalisées chez *Stomoxys* et les Pupipares, mais non chez les Glossines dont le rostre est court et peu invaginable.

En comparant, dans ses grandes lignes, les étapes de l'évolution de l'appareil buccal des Cyclorrhaphes Schizophores, l'on ne manque pas d'être frappé par le fait que les Gastrophilides (Acalyptratés) sont plus évolués que les formes analogues des Calyptratés (Cuterebrides, Oestrides, fig. 55 à 59) et que d'autre part les types piqueurs manquent aux Acalyptratés.

Tout se passe donc comme si les Acalyptratés n'avaient pas ou ne pouvaient pas développer des dispositions qui leur auraient permis de créer des formes aussi variées que les Calyptratés, comme si le potentiel évolutif des Acalyptratés se portait tout entier sur des variations nombreuses, mais peu importantes de la maxille (cf. Frey, 1921) et s'y épuisait, l'évolution du groupe aboutissant de ce fait à une impasse ; tandis que les Calyptratés, réalisant d'emblée un appareil buccal à la fois simple et efficace, pouvaient porter leurs efforts sur la réalisation des diverses adaptations fonctionnelles de cet appareil. Il nous semble même que l'évolution de la trompe des Calyptratés n'a été rendue possible que par la transformation de l'appareil rostral réalisant l'insertion et l'articulation de la maxille sur le labrum.

Source MNHN, Paris

# IV. SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES FAITS

Dans les pages précédentes, nous avons donné une description détaillée de l'anatomie de l'appareil buccal et de son fonctionnement chez un certain nombre de types choisis de façon à compléter les données obtenues par d'autres auteurs sur d'autres espèces. Chemin faisant, nous avons dégagé de certains faits anatomiques quelques conclusions relatives à l'évolution des *Tipuloidea*, à la constitution morphologique de la capsule cranienne, ou encore mis en relief quelques traits nouveaux de l'appareil buccal chez *Bombylius*, jetant une lumière nouvelle sur des structures plus évoluées. Résumant et condensant les études bibliographiques et nos propres recherches, nous avons esquissé les traits fondamentaux de l'organisation des Cyclorrhaphes et ses diverses modalités. Il nous reste à définir les plans d'organisation de l'appareil buccal et à évoquer l'évolution de quelques organes subissant d'un groupe à l'autre de profondes modifications, et, après avoir donné de la structure labiale l'interprétation convenable, à prendre position sur certains principes généraux de la morphologie.

## A. Définition des plans d'organisation des appareils buccaux.

Récapitulant les données essentielles acquises au cours des chapitres précédents, nous résumons dans le tableau suivant les caractéristiques des appareils buccaux des Brachycéres s. l.,

### LES PLANS D'ORGANISATION DES APPAREILS BUCCAUX DES DIPTÈRES

#### 1. La disposition primitive.

*a*) Les deux parties de l'appareil buccal, le rostre et la trompe, sont fixes, le rostre est solidaire de la capsule céphalique, il n'est pas une individualité propre ;

*b*) La mandibule est présente ;

*c*) Les éléments de la maxille (cardo, stipes, lacinia) sont associés, situés ventralement et superficiellement, en connexion avec le tentorium ; les palpes insérés sur le stipes ; la musculature comprend : un muscle cranio-cardinal ; un muscle tentorio-stipital et un muscle cranio-lacinial ;

*d*) Le labium est mou et épais, creusé dorsalement en gouttière dont le plancher est sclérifié (sclérite primitif de la gouttière labiale) ; il comprend outre le prémentum (theca) un submentum baculiforme dépourvu de muscles et un labellum à deux segments (Lab I et Lab II) nettement individualisés

Source : MNHN, Paris

soutenus chacun par un sclérite (celui du premier labelle est désigné par « K »). La musculature comprend trois muscles labellaires (M Lab 1, M Lab 1a, M Lab 2) longitudinaux ventraux, dont les origines se trouvent sur le prémentum ;

*e*) Stylets impairs (labrum, épipharynx, hypopharynx) présents ; un muscle clypéo-labral ; pas de muscles radiaires labro-épipharyngiens ;

*f*) Le territoire clypéal est homogène et fixe, porte les origines des dilatateurs cibariaux ;

*g*) Le fulcrum est indépendant du clypéus, interne et représente la base de l'épipharynx et de l'hypopharynx ; deux muscles antagonistes s'insèrent sur une apophyse postérieure ; l'un (M Fulcr 1) a son origine sur le tentorium, l'autre (M Fulcr 2) sur la capsule céphalique. Le fulcrum est la pompe cibariale ;

*h*) Pharynx présent ; deux pompes pharyngiennes.

### 2. L'appareil buccal de Tabanus ♀

diffère de la disposition primitive par les caractères suivants :

*d*) Du labium : submentum absent en tant que sclérite ; le prémentum forme une sorte de bouclier ventral (theca) ; le deuxième article du labellum forme les labelles proprements dits dont le squelette chitineux est une furca à trois branches ; le premier article est incorporé au corps labial. Le M Lab 1a est oblique et s'insère à l'avant de la gouttière labiale ; les autres n'ont pas changé leur disposition. Le labium ne participe pas à la piqûre.

### 3. Celui de Bombylius

diffère de la disposition tabanoïde par :

*a*) Le rostre plus individualisé et la trompe mobile invaginable ;

*b*) L'absence de mandibules ;

*c*) Les éléments basaux de la maxille sont séparés du tentorium et internes ; le muscle stipital a son origine sur le fulcrum ;

*f*) Le territoire clypéal est divisé en trois zones : une zone marginale sclérifiée fixée à la capsule céphalique ; un sclérite central (centroclypéus) mobile et relié au fulcrum, portant l'origine des dilatateurs cibariaux ; une zone membraneuse intermédiaire entre le centroclypéus et la zone marginale ;

*g*) Le fulcrum est articulé et juxtaposé aux stylets de la trompe et relié au clypéus ; il est à la fois la pompe cibariale et le levier d'érection de la trompe.

### 4. L'appareil buccal syrphydien

se caractérise par :

*a*) Le rostre très nettement individualisé ; la trompe très mobile et invaginable ;

*b*) L'absence des mandibules ;

Source MNHN, Paris

*c*) La maxille latéro-dorsale, située en dehors de la gouttière labiale. Le cardo, disjoint du stipes, reste ventral et forme le sclérite à la base de la membrane rostrale, le muscle cardinal est le muscle cranio-rostral rétracteur du rostre ; l'origine du puissant muscle stipital se trouve sur le fulcrum. La lacinia est longue ; les palpes insérés en peu en arrière de l'insertion du muscle lacinial ;

*d*) Le labium qui est conformé comme celui de *Tabanus* ;

*e*) La présence de muscles radiaires labro-épipharyngiens ;

*f*) Le territoire clypéal dissocié en trois zones comme celui de *Bombylius* ;

*g*) Le fulcrum très allongé, n'ayant qu'un seul muscle (M Fulcr 1) érecteur, dont l'origine est sur la zone marginale du territoire clypéal ;

*h*) L'absence du pharynx et des pompes pharyngiennes.

### 5. Le plan de l'appareil buccal des Acalyptratés

diffère du plan syrphidien par :

*c*) La maxille en situation nettement dorsale (sauf le cardo ventral) ; le muscle stipital est dissocié en deux puissants faisceaux ; la lacinia réduite à un appendice baculiforme ou foliacé, indépendant du labrum ;

*d*) Le labium dont le sclérite « K » est dorsal et forme la paraphyse de part et d'autre de la gouttière labiale ; le M Lab 1a est transversal ; le M Lab 1 est oblique ;

*f*) Le centroclypéus arqué ;

*g*) Le fulcrum, court.

### 6. Le plan Calyptraté lécheur

est caractérisé par

*c*) La maxille, dont le stipes est l'apodème interne, le muscle dissocié en deux faisceaux (muscle apodémal), la lacinia très réduite superficielle dorsale, insérée sur le labrum ;

*d*) Le réseau pseudotrachéal très différencié ;

*f*) Souvent un sclérite supplémentaire d'articulation entre le centroclypéus et le front (postclypéus, caractéristique des Tachinaires) ;

*g*) Le fulcrum allongé, articulé aux stylets par un « hyoïde ».

### 7. Le plan Calyptraté piqueur

se caractérise par rapport aux précédents par :

*c*) Le muscle stipital dissocié en deux faisceaux (*Stomoxys*, *Glossina*, [Muscides], ou en trois faisceaux (*Hippobosca*, Pupipares) ;

*d*) Le labium entièrement sclérifié, labelles II petits, sclérifiés : le M Lab 1 est transversal, le M Lab 1a, dissocié, est « inversement oblique » et inséré sur la crête sagittale interne représentant le plancher de la gouttière labiale primitif ;

*f*) Le centroclypéus tend vers une réduction et à devenir interne.

Source MNHN, Paris

### B. Le clypéo-cibarium.

Le « cibarium » est, suivant la définition de Snodgrass, la partie du tube digestif intermédiaire entre l'atrium intergnathal et le début du stomodéum ppt. dit, la bouche « morphologique », et correspond intérieurement au territoire clypéal, superficiel, de la capsule céphalique. Cette région comprend chez tous les Diptères un organe spécial appelé « fulcrum », décrit plus haut. Le fulcrum, en effet, est, chez *Tabanus*, par sa musculature, en relation directe avec le territoire clypéal. Il est, d'autre part, formé par les bases internes, élargies en gouttière, de l'épipharynx et de l'hypopharynx reliés par leurs bords, et porte à l'arrière deux apophyses. Celles-ci sont homologues des branches orales du suspensorium de l'hypopharynx orthoptéroïde (Snodgrass) dont elles ont les connexions musculaires : insertion des deux muscles fulcraux (M Fulcr 1 et 2) et origine du muscle de la pompe pharyngienne antérieure et du muscle de la pompe resp. de la soupape salivaire ventrale et qui a été étudiée en détail par Cornwall.

Dans la disposition primitive (Nématocères et Tabanides) le territoire clypéal est solidaire de la capsule céphallque at immobile, uniformément sclérifié. La région clypéo-cibariale de l'appareil buccal est donc nettement séparée par rapport à la trompe, formée, elle, par les stylets impairs et les appendices gnathaux (mandibule, maxille, labium). Le fulcrum est peu mobile, indépendant du clypéus, mais soudé aux stylets impairs de la trompe. L'évolution tendra vers une individualisation et une mobilité très prononcées de cette région qui formera, chez les formes supérieures, l'essentiel de la partie rostrale de l'appareil buccal.

Avec l'acquisition de la mobilité du rostre, ces relations changent at un nouvel état s'instaure d'emblée. Pour des raisons mécaniques évidentes, las muscles cibariaux doivent conserver leurs angles d'insertion et être soustraits à toute traction extérieure. Le fulcrum et le clypéus doivent donc former un ensemble rigide d'une part et d'autre part se déplacer synchroniquement et dans le même sens, c'est-à-dire que, pour conserver sa position relative par rapport au fulcrum, le clypéus devra se déplacer par rapport à son entourage. Pour cela, le fulcrum et le clypéus — ou plus exactement le centroclypéus — se relient par une tige ou une plaque latérale et constituent ainsi l'ossatura de la pompe cibariale, en même temps que la soudure à l'hypopharynx et au labro-épipharynx se dissocie. Corrélativement les zones clypéales entourant la centroclypéus deviennent membraneuses et créent ainsi una liaison souple entre les parties marginales du clypéus restant solidaires da la capsule céphalique d'une part et d'autre part le sclérite centroclypéal sur lequel se trouvent les origines des muscles cibariaux. Grâce à ces nouvelles connaxions, l'ensamble fulcrum-centroclypéus acquiert une individualité at une mobilité propres at se constitue la rostre, dont les éléments ne présentent d'un groupa à l'autra que de faibles variations. L'évolution est d'ailleurs liée à calla de la maxilla ratracée plus loin.

L'articulation entre la fulcrum et las bases intarnes da l'hypopharynx et

Source : MNHN, Paris

de l'épipharynx se fait de deux manières : ou bien par simple juxtaposition de ces éléments chez *Bombylius*, d'une part, et d'autre part chez les Cyclorrhaphes Syrphides, Conopides et Acalyptratés (« Haplostomates ») ou bien, chez les Cyclorrhaphes Calyptratés (« Thécostomates ») par l'interposition d'un sclérite appelé « hyoïde », découpé dans les bases de l'épipharynx et de l'hypopharynx : l'articulation se fait donc par une double charnière (fig. 44) ; chez *Stomoxys* et les Pupipares, cet hyoïde est comme dissocié en de nombreux anneaux anastomosés donnant un aspect trachéoïde (fig. 42) à cette partie du canal alimentaire, fort longue chez ces formes.

De son côté, le centroclypéus est assez polymorphe : étroit et allongé chez *Eristalomyia* et les Conopides où il présente un « postclypéus » soudé à lui, il est, chez les Acalyptratés, comme un arc étroit tendu au-dessus du fulcrum et chez les Calyptratés, plan et large. Chez ceux-ci il évolue suivant deux modalités : chez les types lécheurs, il tend vers un allongement par l'adjonction d'un sclérite, le « postclypéus », manifestement découpé dans la zone marginale postérieure du territoire clypéal : les deux étapes sont symbolisées par *Musca* (type des Muscides lécheurs) et *Calliphora* (type des *Larvaevoridae*) (fig. 43-44). Chez les types piqueurs, au contraire, il tend vers une réduction : les diverses étapes sont données par *Stomoxys*, *Glossina* (*Muscidae*) ; cette évolution se continue chez les Pupipares *Hippobosca* et *Melophagus*, chez lesquels le centroclypéus se réduit à deux courtes branches et devient interne.

En même temps que, chez les Cyclorrhaphes, se nouent d'étroites connexions entre le cibarium et la maxille, la musculature fulcrale se simplifie : composée chez les Orthorrhaphes (*Tabanus* et aussi *Bombylius*) de deux muscles antagonistes, M. Fulcr 1 et 2, la musculature perd le muscle Fulcr 2, rétracteur, et le muscle Fulcr 1, érecteur, devenant plus puissant, déplace son origine du tentorium vers la zone marginale du clypéus. Le muscle rétracteur (M Fulcr 2) est remplacé fonctionnellement par les muscles agissant directement sur la trompe : le muscle clypéo-labral, le muscle laeinial, le muscle cranio-rostral (homologue du muscle cardinal) et le muscle prémental.

Chez les Cyclorrhaphes, plus encore que chez *Bombylius*, le fulcrum ajoute à son fonction primitive de pompe cibariale qu'il conserve toujours celle de levier d'érection du rostre et aussi, — au moins chez les Calyptratés, par l'intermédiaire des apodèmes — de toute la trompe.

Au fulcrum fait suite le tube digestif proprement dit. La bouche « morphologique » située entre les apophyses fulcrales est donc rejetée, chez les Diptères, loin en arrière à l'intérieur de la capsule céphalique. Il semble que les rétracteurs de l'angle buccal existent : nous les avons rencontrés chez *Eristalomyia* (fig. 35), mais grâce à leur faiblesse ils ont pu, chez d'autres espèces, passer inaperçus. La partie stomodéale qui fait suite chez les Nématocères et les Orthorrhaphes est le pharynx, avec ses dilatateurs craniens, mais ne possédant pas de musculature splanchnique

Source MNHN, Paris

propre ; au contraire, chez les Cyclorrhaphes, la partie pharyngienne est supprimée et l'œsophage, reconnaissable à sa tunique musculaire propre, se raccorde directement au canal alimentaire cibarial. Les pompes pharyngiennes absentes sont remplacées fonctionnellement par la pompe labro-épipharyngienne bien développée.

### C. La maxille.

La maxille subit incontestablement les modifications les plus importantes portant sur sa constitution morphologique, les rapports avec les autres appendices gnathaux et même sa fonction ; elle conserve toujours sa forme styloïde.

Nous avons rappelé plus haut (p. 198) la constitution de la maxille des Tabanides, chez lesquels elle présente trois des quatre éléments orthoptéroïdes : le cardo, le stipes, avec son palpe, la lacinia, et mentionné la soudure du stipes chez les *Asiloidea*. Les rapports des éléments entre eux et avec d'autres organes sont conservés chez les Orthorrhaphes. La musculature est, par rapport au schéma orthoptéroïde, réduite en nombre, puisqu'elle ne comporte qu'un seul muscle pour chacun des éléments. La disposition est, chez *Tabanus*, encore conforme à la disposition primitive ; chez *Bombylius* se fait un déplacement de l'origine du muscle stipital qui se porte du tentorium au fulcrum, en même temps que le cardo perd le contact avec le tentorium et devient interne, faits que nous avons reconnu être en relation avec la mobilité de la trompe. Mais dans l'ensemble, l'appareil maxillaire ne subit chez les Orthorrhaphes que peu de modifications et conserve en tout cas sa fonction propre d'appendice gnathal.

Des transformations plus profondes s'opèrent chez les Cyclorrhaphes et elles atteignent leurs limites chez les formes supérieures léchantes et piquantes. La maxille d'*Eristalomyia*, il est vrai, rappelle beaucoup celle de *Bombylius*, mais elle a déjà ébauché une migration vers le plan dorsal et le lobe ne contribue plus à la formation de la trompe et du canal alimentaire. Elle ne possède plus que deux muscles propres : l'un a son origine sur la capsule céphalique et son insertion sur la maxille à la naissance du palpe ; il est donc le muscle lacinial. L'autre se fixe au fulcrum et s'insère à la partie postérieure de la maxille, il a donc les mêmes connexions que son homologue chez *Bombylius* et représente le muscle stipital, qui a reporté du tentorium sur le fulcrum son origine primitive. Ce muscle est érecteur. Mais le système musculaire de la maxille comporte primitivement un troisième muscle, antagoniste du muscle stipital : c'est le muscle du cardo ; son origine se trouve sur les postgenae. Ce muscle se retrouve également chez l'Eristale : il y est représenté par le muscle rostral (MTR, fig. 34) et conserve ainsi son origine sur les postgenae à côté des invaginations tentoriales. De plus, chez les formes primitives, il est rétracteur de la maxille sur laquelle il agit directement. Chez l'Eristale, il a conservé cette fonction, mais il l'exerce indirectement, car il est devenu rétracteur du rostre, conjoin-

Source MNHN, Paris

tement d'ailleurs avec le muscle lacinial, et, partant, de tous les éléments solidaires du rostre. Corrélativement, son aire d'insertion sur le rostre est cardinale. Nous admettons donc, chez l'Eristale, la disjonction des éléments du corps maxillaire : le cardo conserve sa position ventrale primitive et il est représenté à la base du rostre par le sclérite qui donne insertion au muscle cranio-rostral (MTR) ; le stipes (avec la lacinia) subit la translation, rappelée plus haut, vers la région dorsale.

Cette disposition ne varie guère chez les Conopides (fig. 38) et les Acalyptratés (fig. 39). Toutes les formes étudiées par Frey et par nous-mêmes possèdent un lobe lacinial indépendant, plus ou moins développé.

L'évolution est beaucoup plus avancée chez les Calyptratés, lécheurs et piqueurs, les formes à appareil buccal réduit et non fonctionnel mises à part. Les maxilles y sont représentées par les apodèmes. En position nettement dorsale et en grande partie internes, les apodèmes s'articulent à la base du labrum et n'ont plus de connexions avec le canal alimentaire de la trompe. De même les palpes ont subi un déplacement dorsal, plus accentué encore, et se placent en avant dans le prolongement du centroclypéus : de ce fait, ils ne sont plus en contact direct avec la maxille. Le système musculaire propre de l'apodème comprend deux muscles antagonistes : le muscle fulcro-apodémal homologue du muscle stipital et le cranio-apodémal qui est le muscle lacinial, ce dernier s'insérant à l'endroit précis où l'apodème perce la membrane rostrale. La partie apodémale qui y fait suite est donc la lacinia, la partie interne de l'apodème est le stipes. Le cardo est représenté par le sclérite ventral de la membrane rostrale et porte l'insertion du muscle cranio-rostral ; ce muscle est homologue du muscle tentorio-rostral de l'Eristale, et son origine, par suite de l'absence de tentorium, se trouve sur les saillies internes entourant le foramen (fig. 42). Ce muscle est absent chez les formes à rostre court (Glossines). Le stipes laisse encore une troisième trace extérieure : c'est la sclérite de la base des palpes ; ce sclérite, de forme et de dimensions variables, est, au moins chez *Stomoxys*, relié à l'apodème par un tendon (fig. 47).

A son terme, cette évolution de la maxille, tout en conservant à l'ensemble son efficacité, se caractérise donc d'une part par la ségrégation du cardo, d'autre part par une simplification extrême des autres éléments : le stipes et la lacinia prennent la forme d'une baguette d'une seule venue que les insertions musculaires seules permettent de subdiviser. Des nombreux éléments musculaires du schéma orthoptéroïde, il ne subsiste que trois, dont l'un a perdu tout contact avec l'apodème et même tend à disparaître, les deux autres assurent seuls le fonctionnement normal du système. Corrélativement, la maxille change de fonction : elle n'est plus, comme chez les Tabanides, un stylet perforant et partie intégrante de la trompe ; mais, en tant qu'élément du rostre, elle est devenue, chez les Calyptratés, un levier agissant sur le labrum par poussée et traction : ce n'est donc qu'indirectement qu'elle contribue à la réalisation de la piqûre chez les Calyptratés vulnérants.

Source MNHN, Paris

### D. La structure du labium diptéroïde et évolution de cet appendice chez les Diptères.

Fondamentalement le labium se compose d'un submentum postérieur faisant partie de la capsule céphalique, et d'un prémentum, entre lesquels s'intercale un « mentum » étroit, formant charnière et toujours dépourvu de muscles. Le prémentum porte les palpes et deux lobes pairs : les glosses internes et les paraglosses (fig. 62). La musculature comprend sept muscles pairs.

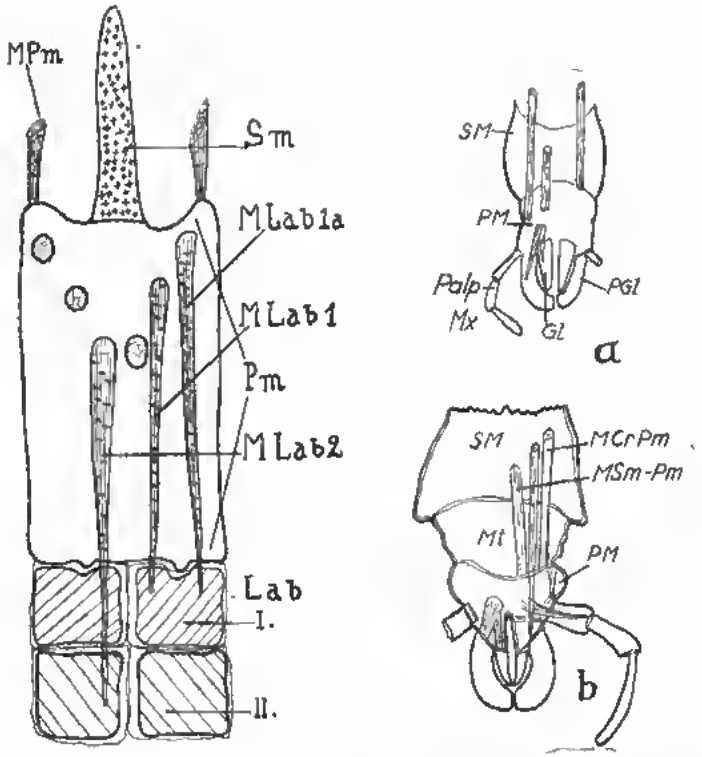



FIG. 62. — Labium de *Blatta orientalis* (a), d'après STRENGER ; de *Periplaneta americana* (b) d'après SNODGRASS ; schéma du labium diptéroïde (c). Les muscles ne sont figurés que d'un côté. — La glosse est pourvue d'un seul muscle, de même que la paraglosse ; le palpe labial en possède trois ayant tous leurs origines sur le prémentum (a). La figure montre le parallélisme des dispositions musculaires diptéroïde et orthoptéroïde : les labelles sont donc homologables aux deux premiers articles du palpe labial primitif : le muscle submento-prémental (a) ne se retrouve pas chez les Diptères.

Assez plat et relativement peu variable chez les formes orthoptéroïdes, le labium est, chez les Diptères, un organe allongé et épais, plus ou moins cylindrique, généralement mou. Nous avons vu, à propos de la trompe de *Tabanus*, que le labium comporte un sclérite ventral, le prémentum (Pm), la « theca » des auteurs anglo-saxons, et, à l'avant, les labelles (lab), dont la surface interne est, sauf quelques rares exceptions, pourvue de pseudotrachées. Chez les Nématocères, ce labellum est biarticulé (IMMS, 1944 ;

Source : MNHN, Paris

Snodgrass, 1944) (cf. fig. 1), et le prémentum fait suite à un sclérite allongé et étroit, plus ou moins développé, que ces auteurs appellent postmentum. Ce sclérite, généralement désigné par le terme « submentum », occupe, entre les articles basaux de la maxille, une position nettement cranienne.

Quelle est la valeur morphologique de ces divers éléments de la trompe des Diptères et, en particulier, des labelles ?

Le schéma orthoptéroïde (fig. 62) présente un muscle paraglossal et un muscle glossal ayant leurs origines sur le prémentum et, en outre, le muscle submento-prémental ; le palpe est muni de deux muscles antagonistes pour le premier article et d'un seul muscle pour le deuxième, ayant tous les trois leurs origines sur le prémentum.

Dans une note récente (C. R. 8e Congr. Internat. Entomol. 1948) nous avons fait état des deux hypothèses possibles : l'une assimile les labelles aux glosses et paraglosses du labium primitif, et semble être suggérée par la disposition « tabanoïde » ; l'autre, l'hypothèse classique, affirme la nature palpaire des labelles. C'est celle-ci que nous faisons nôtre, car elle repose sur un ensemble de faits qu'elle explique mieux que l'autre.

Dans cette hypothèse, le premier labelle correspond au premier article des palpes labiaux, le labelle II au deuxième : le muscle moteur de ce deuxième labelle est donc homologue à l'unique muscle moteur du deuxième article des palpes orthoptéroïdes. Quant à la musculature du premier article des palpes labiaux, elle est, chez les formes « orthoptéroïdes », composée de deux muscles antagonistes ayant leurs origines sur le prémentum. Cette disposition, nous la retrouvons chez les Nématocères (fig. 62). Nous avons vu à propos de *Tipula* (p. 182) que les Nématocères ont un labellum biarticulé dont le premier article est muni de deux muscles ; l'antagonisme de ce système, que Snodgrass juge essentiel, est donc conservé. De plus, la disposition longitudinale primitive est encore nette. Mais il faut admettre une très grande plasticité des articles des palpes, au moins du deuxième qui, chez les formes évoluées, se transforme en un organe mou et spongieux (communément appelé labelle) dont la membrane interne est pourvue de « pseudotrachées » de structure fort complexe.

En outre, l'existence du mutant « *proboscipedia* » (*pb*) de la Drosophile (Bridges et Dobzhansky, [1]) est un nouvel argument en faveur de l'hypothèse classique esquissée plus haut.

En effet, d'après les descriptions et les figures données par ces deux auteurs, le mutant *pb* présente à la place des labelles soit des appendices chétiformes rappelant une antenne, soit un appendice segmenté ayant les caractéristiques des tarses et notamment des crochets. Les auteurs concluent (p. 590) : « In *proboscipedia* the oral lobes are converted into a labium-like organ, which also resembles a pair of antenna-like or tarsus-like appendages. This change... give to the mouth parts of *proboscipedia* a resemblance to those of the biting type found in insects of lower orders. The four-fold resemblance

1. Nous remercions M. le Professeur Et. Wolff de nous avoir signalé ce mémoire.

Source MNHN, Paris

of the modified oral lobes in *proboscipedia* to the labrum, the maxillary palpi, the antennae and the tarsi is comprehensible in view of the homology of these three head-appendages with other and with the walking legs. »

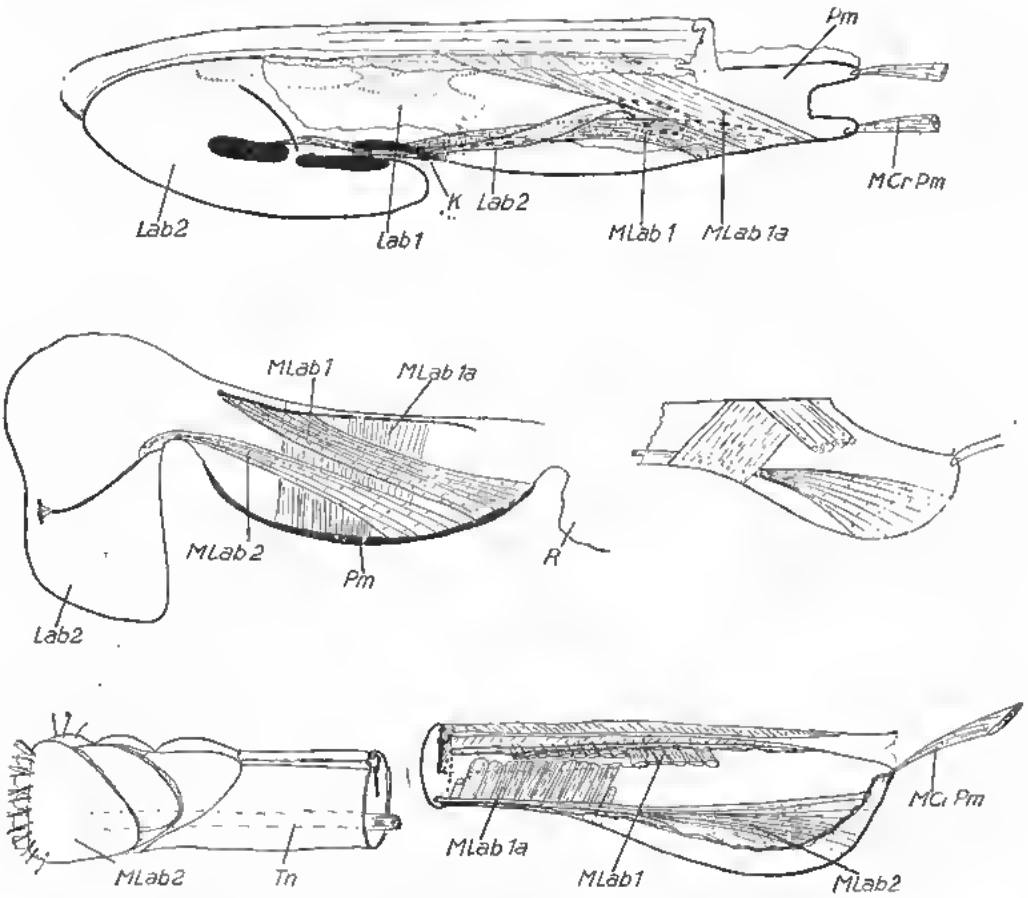



FIG. 63. — *a* : Diagramme de labium de *Tabanus*, montrant la disposition des trois muscles, très voisine de la disposition diptéroïde fondamentale. Lab I incorporé au corps du labium. — *b* : Diagramme de labium de *Calliphora* (d'après GRAHAM-SMITH). Le muscle M Lab 1 reporte son origine vers le côté dorsal sur la paraphyse. Le M Lab 1a se place verticalement (= M. submento-prémental). — *c* : Labium de *Stomoxys*, légèrement schématisé, et extrémité antérieure montrant l'ornementation des labelles II. Diagramme schématique de la base de la trompe de *Glossina* (d'après JOBLING). — Translations considérables des insertions et des origines musculaires et des sclérites qui y correspondent. Types de Calyptratés piqueurs. Tn : tendon du M Lab 2.

Il nous semble donc que sous réserve d'une interprétation génétique de cette mutation et d'une analyse morphologique plus approfondie (1), le fait que les labelles II se transforment en un appendice locomoteur démontre

1. Nous venons de recevoir un couple présentant cette mutation et en ferons une étude morphologique.

Source : MNHN, Paris

la nature palpaire de ces labelles, bien que cette apparition de tarses au labium nous rappelle un état ancestral, à notre sens fort ancien, de l'appendice gnathal.

Il nous semble donc plus rationnel d'admettre que les labelles I et II sont homologues des deux premiers articles des palpes et que ces éléments ont subi des translations et une fusion les amenant en avant du prémentum. Le schéma fondamental diptéroïde (fig. 63), tel qu'il est réalisé chez certains Nématocères primitifs (cf. JOBLING et SNODGRASS), comporte donc, dans une disposition rectiligne, un submentum, un prémentum, un premier article labellaire et un deuxième article labellaire primitivement indépendants.

Dès lors, la constitution du labium des Tabanides et des Cyclorrhaphes s'interprète facilement. L'évolution du labium y est d'ailleurs fort poussée et liée à celle d'autres organes buccaux.

Chez les Tabanides, qui sont parmi les plus primitifs des Brachycères, le submentum a disparu en tant que sclérite : il est probablement inclus dans la zone membraneuse ventrale située en avant de l'invagination tentoriale postérieure, les genae et les postgenae. Il ne reste donc en fait d'éléments sclérifiés que le prémentum (scutum de HANSEN, theca de SNODGRASS et de PETERSON, Mentumplatte de FREY). Le labellum se réduit apparemment à un seul segment, fort développé et débordant sur la face ventrale (fig. 63). La disposition musculaire nous apprend néanmoins que toute la région en avant du sclérite prémental correspond aux deux articles du labellum et que le premier article de celui-ci est incorporé au corps du labium (fig. 63) et représenté par la zone située entre le prémentum et la furca. Ce territoire correspond donc, dans la seconde hypothèse envisagée plus haut, au premier article du palpe du schéma orthoptéroïde. Comme dans le schéma diptéroïde primitif, la disposition des éléments constitutifs du labium est encore rectiligne et les divers territoires se délimitent encore facilement. Mais par rapport à la disposition diptéroïde primitive une première transposition des éléments s'est faite : c'est celle qu'a subie l'aire d'insertion du M Lab 1a qui est devenue dorsale et le muscle lui-même a pris une direction oblique et transversale. Cette disposition se retrouve à peu de choses près chez les Syrphides.

Chez les Schizophores suceurs (donc tous les Acalyptratés (FREY) et la majorité des Calyptratés), les éléments constitutifs du labium subissent une nouvelle transposition et ces transformations vont en s'accentuant chez les Calyptratés piqueurs (*Stomoxys* et les Glossines) et les Pupipares, chez lesquels elles s'accompagnent d'une élongation du premier labelle, d'un mouvement enveloppant du prémentum et d'un engrenage et de la soudure des éléments sclérifiés (fig. 63-64). Ceci ressort clairement des schémas correspondant à des coupes transversales de la trompe de *Calliphora* et de *Stomoxys* sur lesquels les muscles M Lab 1 et M Lab 1a apparaissant coupés longitudinalement : ils ont donc une orientation transversale, alors que chez les autres types ces mêmes muscles apparaissent coupés obliquement ou trans-

Source : MNHN, Paris

versalement et sont donc longitudinaux. Les schémas de sections longitudinales montrent de plus une dissociation des faisceaux corrélative à l'allongement de leurs territoires d'insertion ou d'origine et même une inversion du M Lab 1 (St et Gl de la fig. 63-64) ; les remaniements sont donc profonds

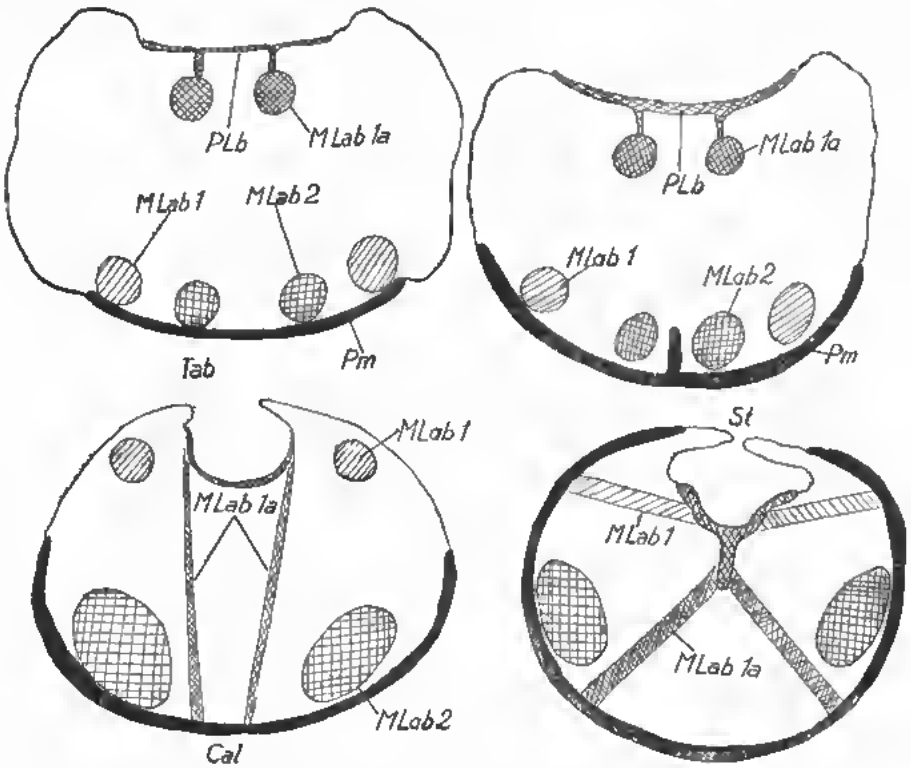



FIG. 64. — Coupes transversales schématiques du labium de divers types : *Tabanus* (Tab), *Eristalomyia* (Er), *Calliphora* (Cal) et *Stomoxys* (St). Croissance du sclérite prémental, Pm, externe et ventral (Tah), vers le côté dorsal, rejetant vers l'intérieur le plancher de la gouttière labiale (PGL) (correspondant au côté interne du labium orthoptéroïde), entraînant les origines et les insertions musculaires et aboutissant à la constitution de la trompe vulnérante des Cyclorrhaphes piqueurs (St) : *Stomoxys*, *Glossina*, Pupipares. En même temps se fait une translation longitudinale vers la base de la trompe des sclérites et des insertions musculaires correspondantes. Comparer les schémas Cal, valables pour les types suceurs et le schéma St, valable pour les types piqueurs.

(Les désignations de ces muscles sont loin d'être uniformes et les nomenclatures proposées, se rapportant soit à la topographie, soit aux fonctions de ces muscles, se correspondent entre elles et à la nôtre, comme il suit : notre M Lab 1 est appelé « *M. longitudinalis dorsalis labii* » par FREY, « retractor of paraphysis » par GRAHAM-SMITH (1930) et « retractor of the labial gutter » ou « protractor of the theca » par JOBLING (1926, 1929, 1933) ; M Lab 1a correspond au « *M. transversalis labii* » de FR., au « transverse of the haustellum » de GR.-SM., au « protractor of the labial gutter » et « retractor of the theca » de J. ; le M Lab 2 est désigné par « *M. longitudinalis ventralis labii* » par FR., « retractor of the furca » par GR.-SM., « retractor of the labella » par J.).

Source : MNHN, Paris

Par suite de ce double mouvement de translation à la fois longitudinale et transversale, que les muscles ont suivi, le sclérite « K » de *Tabanus*, qui est le sclérite du premier labelle et qui porte l'insertion du M Lab I, se déplace et devient la paraphyse, sorte de baguette latérale de la gouttière labiale décrite par Graham-Smith chez *Calliphora*, tandis que le M Lab I a conserve son insertion sur le plancher de la gouttière labiale (fig. 63-64). Une translation et un engrènement plus accentué encore se fait chez les formes piqueuses. Par suite de la poussée du sclérite prémental ventral, le plancher de la gouttière labiale se transforme en une crête interne longitudinale et le sclérite « K » (= paraphyse) forme seul le plancher de la gouttière (fig. 64, Cal, St). Ces remaniements s'accompagnent chez les types piqueurs d'une soudure et d'une sclérification secondaires des éléments constitutifs ainsi que d'un allongement considérable de la trompe qui se fait en deux étapes : *Stomoxys* d'une part et la Glossine et les Pupipares de l'autre, allongement imputable surtout au premier labelle (comparer les fig. 63-64).

Au terme de cette évolution, la constitution du labium entraîne pour celui-ci un changement de fonction, corrélatif d'ailleurs à l'évolution de l'appareil buccal et de la maxille en particulier. D'un organe lécheur et mou, dont les labelles II en coussinet pourvus d'un réseau serré de pseudotrachées épousent toutes les aspérités du support, il se transforme en un stylet perforant, résistant et souple, dont les labelles II, de dimensions réduites, portent les lames tranchantes et des chètes rigides (fig. 63) ; cette trompe remplace ainsi les mandibules absentes et les maxilles assumant de leur côté d'autres fonctions.

### E. Conclusions finales.

Au cours de ces derniers chapitres nous avons retracé l'évolution générale de trois organes plus importants et plus variables : du labium, des maxilles, des organes cibariaux. Nous y retrouvons cette « orthogénèse régressive » qui est la loi générale de l'évolution des Diptères (Hendel, p. 1872), cette tendance vers la simplification des organes : réduction du nombre des éléments squelettiques et musculaires, accompagnée ou non d'un réajustement. L'organe n'en devient pas pour autant rudimentaire et incapable de remplir sa fonction : bien au contraire, ainsi modifié, il acquiert une efficacité plus grande : la trompe de la Glossine ou des Pupipares réalise avec une structure moins complexe le même travail que celle du Taon. Cette orthogénèse de l'appareil buccal est parallèle à celle d'autres systèmes d'organes : p. ex. des ailes ou encore de la région céphalique des larves.

Il se dégage aussi de la substitution d'un organe par un autre ce concept de l'homologie des fonctions : c'est-à-dire que la même fonction n'est pas dans tous les cas assumée par les mêmes organes : nous avons vu que le M. Fulcr. II est remplacé par plusieurs autres muscles d'origines diverses, que le labium, chez les Calyptratés piqueurs, remplace les maxilles et les mandibules. Cette substitution n'est pas accessoire, accidentelle, due à

Source MNHN, Paris

l'insuffisance, pour une cause quelconque, de l'organe substitué ; cette substitution est essentielle et inscrite dans le plan d'organisation du groupe où elle se fait.

Cette réduction du nombre des stylets réellement perforants et, mieux encore, le labium devenant vulnérant singularisent les Cyclorrhaphes piqueurs entre tous les autres Insectes : car chez les Hémiptères, les Aphaniptères et d'autres formes piquantes le labium ne participe pas à la piqûre, reste plus ou moins mou et n'est que guide pour les nombreux stylets perforants.

Tel un architecte édifiant avec les mêmes matériaux à volonté une cathédrale gothique ou romane ou encore un autre monument, la Nature réalise, à partir des mêmes éléments, des organes aussi différents d'aspect et de fonctions que sont les appendices gnathaux broyeurs des Orthoptères et perforants des Diptères, ou encore, dans un groupe plus restreint, les maxilles des Tabanides et l'apodème de *Stomoxys*. Par le choix fait parmi le matériel primitif, « the basic materials » (Ferris), par l'arrangement des éléments retenus, elle crée, chez les diverses espèces, des appareils qui, malgré le rappel incontestable du plan d'organisation, ont d'autres fonctions : citons, pour illustrer cette idée, le labium, les maxilles, le fulcrum. De la Classe à l'Ordre, ces plans d'organisation précisent leur allure générale. A l'échelon Famille ils sont arrêtés : les variations qu'ils subissent aux échelons inférieurs sont des variations de détails, comme les « ornements » qu'ajouterait un architecte aux diverses parties d'un même édifice. Celles-ci sont en étroite corrélation avec la fonction de l'organe à l'échelon spécifique : c'est à cet échelon qu'ils sont dits « adaptés ». Des exemples frappants de la stabilité du plan d'organisation sont donnés par les types à appareil buccal réduit : Gastrophilides, Cuterebrides et Oestrides. Tout se passe comme si, le matériel une fois choisi (échelon ordre), la Nature, à la recherche d'une formule, tâtonne d'abord, en essaie plusieurs et, abandonnant les moins réussies, perfectionne les autres, comme un ingénieur perfectionne son invention. Et, une fois trouvée la parfaite formule, elle multiplie les espèces qui l'appliquent : il y a relativement peu d'espèces ayant la structure tabanoïde, d'innombrables, au contraire, du type muscidien ou drosophilidien.

Nous avons voulu faire œuvre de morphologiste : nous avons essayé de ramener par étapes les structures évoluées à une structure primitive et par là à un type fondamental orthoptéroïde ; et nous refusant à penser devoir restreindre, comme le fait Ferris (1944, p. 27), la morphologie à la seule étude des faits anatomiques et de leur évolution, nous nous sommes efforcés de les comprendre et interpréter par l'usage que l'animal en fait, par la fonction de l'organe, considéré non seulement en soi, mais encore dans ses rapports et ses corrélations, car en un sens, tous les organes d'un appareil sont « coaptés » et forment un tout. Ce faisant nous nous rapprochons de Snodgrass, Pesson, Weber, bien que nous ne partagions pas entièrement les vues plutôt lamarckiennes du premier qui considère



Source : MNHN, Paris

les organes comme des « plastic physical adaptations to the work to be performed ».

Nous estimons n'avoir pas eu à prendre position ni pour ni contre le lamarckisme et les théories évolutives générales, mais à relater l'état actuel des faits, sous son double aspect : anatomique et fonctionnel. A notre sens organe et fonction sont trop intimement liés, pour que nous puissions faire abstraction de l'un ou de l'autre. Ces deux notions « organe et « fonction » sont deux aspects d'une même réalité et sont complémentaires comme le sont, sur un autre plan, les concepts de matière et de forme.

Source : MNHN, Paris

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE


Bridges (G. B.) & Dobzhansky (Th.) — 1933. The mutant « proboscipedia » in *Drosophila melanogaster* — a cas of heredity homoosis (*Roux Arch.*, **127** (4), p. 575).

Bromley (St. W.). — 1926. The external anatomy of the Black Horse-Fly, *Tabanus atratus* Fab. (*Diptera* : *Tabanidae*) (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **19**, p. 440).

Cameron (A. E.). — 1933-34. The life-history and structure of *Haematopota pluvialis* L. (*Tabanidea*) (*Trans. R. Soc. Edinb.*, **58**, I (10), p. 211).

Cook (E. F.). — 1944. The morphology and musculature of the labrum, and clypeus on insects (*Microent.*, **9** (1), n° 43, p. 1).

Cornwall (J. W.). — 1923. On the structure of the salivary pump in certain blood-sucking and others insects (*Ind. J. Med. Res.*, **10**, p. 996).

Crampton (G. C.). — 1942. The external morphology of the Diptera. *In Diptera* of Connecticut (*Connecticut State Geol. Nat. Hist. Survey*, Bull., **64**, p. 10, [1]).

Denis (J.-R.). — 1928. Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, **66**, p. 1).

Fahlander (K.). — 1938. Beitrag zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden (*Zool. Bidr. Uppsala*, **17**).

Falcoz (P. L.). — 1926. Diptères Pupipares. Faune de France, Paris, vol. **14**.

Ferris (G. F.). — 1943a. Some fundamental concepts in insect morphology (Microent., **8** (1), p. 2).

Ferris (G. F.). — 1943 b. The basic materials of insect cranium (*Ibid.*, **8** (1), p. 8).

Ferris (G. F.). — 1944. On certain evolutionnary tendencies in the heads of Insects (*Ibid.*, **9** (2), p. 78).

Ferris (G. F.) & Rees (B. E.). — 1939. The morphology of *Panorpa nuptialis* Gerst. (*Mecoptera, Panorpidae*) (*Ibid.*, **4** (3), p. 78).

Frey (R.) 1921. Studien über den Bau des Mundes bei niederen *Diptera Schizophora*, nebst Bemerkungen über die Systematik dieser Dipterengruppe (*Acta Soc. Fauna Flora Fennica*, **48** (3)).

Gouin (F.). — 1946a. Morphologie de l'appareil rostral de l'imago de *Stomoxys calcitrans* L. (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **223**, p. 530).

Gouin (F.). — 1946b. Le mécanisme de la piqûre chez *Stomoxys calcitrans* L. ; comparaison avec les Diptères Cyclorrhaphes suceurs (*Ibid.*, p. 599).

Gouin (F.). — 1946c. Morphologie de l'appareil buccal d'un Diptère Syrphide (*Eristalomyia sp.*) (*Ibid.*, p. 867).


Source MNHN, Paris

Gouin (F.) — 1948a. C. R. VIII[e] Congrès Internat. Entomol. Stockholm (*sous presse*).

Gouin (F.) — 1948b. Recherches morphologiques sur l'appareil buccal des Diptères. Texte réduit. Thèses Sc. Strasbourg.

Graham-Smith (G. S.). — 1911. Some observations on the anatomy of the oral sucker of the Blow-Fly (*Calliphora erythrocephala*) (*J. Hyg.*, Cambridge, **11**, 3, p. 390).

Graham-Smith (G. S.). — 1930. Further observations on the anatomy and function of the proboscis of the Blow-Fly, *Calliphora erythrocephala* L. (*Parasitol.*, **22**, p. 47).

Hansen (H. J.). — 1883. Fabrica oris Dipterorum : Dipterernes Mund i anatomisk og systematisk henseende (*Naturh. Tidsskr.*, p. 1).

Hansen (H. J.). — 1903. The mouth-parts of *Glossina* and *Stomoxys*. Austen's Monograph of the Tse-Tse-Fly, Chap. V. London. [1].

Heddergott (H.). — 1938. Kopf und Vorderdarm von *Panorpa communis* L. (*Zool. Jb. Anal.*, **65**).

Hendel (Fr.). — 1937. *Diptera* — Fliegen. Kükenthal (*Hdb. Zool.*, **4**, 2, p. 1789 et sq.).

Hennig (W.). — 1941. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen und die Morphologie der Sternalregion des Thorax der Dipteren (*Arb. morph. taxon. Ent.* Berlin-Dahlem, **8** (8)).

Hewitt (G. G.). — 1907. The House-Fly, *Musca domestica* L. (*Quarl. J. microsc. Sc.*, **51**).

Imms (A. D.). — 1942. On the constitution of the maxilla and labium in *Mecoptera* and *Diptera* (*Quarl. J. microsc. Sc.*, **85** (I), p. 73).

Imms (A. D.). — 1946. A textbook of Entomology. London [1].

Jobling (B.). — 1926. A comparative study of the structure of the head and mouth-parts in the *Hippoboscidae* (*Dipt. Pupipara*) (*Parasit.*, **18**).

Jobling (B.). — 1928. The structure of the head and mouth-parts in *Nycteribiidae* (*Dipt. Pupipara*) (*Parasitol.*, **20**, p. 254).

Jobling (B.). — 1929. The structure of the head and mouth-parts of the *Streblidae* (*Ibid.*, **21**, p. 417).

Jobling (B). — 1933. A revision of the structure of the head, mouth-parts and salivary glands of *Glossina palpalis* Rob.-Desv. (*Ibid.*, **24**).

Kraepelin (K.). — 1893. Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von *Musca* (*Zschr. wiss. Zool.*, **39**, p. 683).

Laing (J.). — 1935. On the ptilinum of the Blow-Fly (*Calliphora erythrocephala*) (*Quarl. J. microsc. Sc.*, **77**).

Lindner (H.). — 1917-1919, Ueber die Mundwerkzeuge einiger Dipteren und ihre Beziehungen zur Ernährungsweise (*Zool. Anz.*, **51**).

Massonat (E.). — 1909. Contribution à l'étude des Pupipares (*Ann. Univ. Lyon*, N. S. **1**, p. 1).

[1] Nous n'avons pas pu consulter ces mémoires.

Source MNHN, Paris

Müggenberg (F. H.). — 1892. Der Rüssel der Pupiparen (*Arch. Naturg.*, **58**).

Pesson (P.). — 1944. Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. Thèses Sc., Paris (Monogr. Stat. Lab. Rech. Agron.).

Peterson (A.). — 1916. The head-capsule and mouth-parts of *Diptera* (*Illinois Biol. Monogr.*, **3** (2)).

Rees (B. E.) & Ferris (G. F.). — 1939. The morphology of *Tipula Reesi* Alex. (*Diptera* : *Tipulidae*) (*Microent.*, **4** (6)).

Roubaud (E.). — 1909. La *Glossina palpalis* Rob.-Desv. ; sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiases. Thèses Sci. Paris, n° 1344.

Seguy (E.). — 1935. Etude sur les Stomoxydines et particulièrement des mouches charbonneuses du genre *Stomoxys* (*Encycl. Ent.*, B2 (Dipt.), **8**).

Seguy (E.). — 1923-1934. Faune de France, vol. **8**, **13**, **17**, **28**. Paris.

Snodgrass (R. E.). — 1928. Morphology and evolution of the insect head and its appendages (*Smiths. Misc. Coll.*, **81** (3)).

Snodgrass (R. E.). — 1935. Principles of Insect Morphology. New-York.

Snodgrass (R. E.). — 1944. The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals (*Smiths. Misc. Coll.*, **104** (7)).

Snodgrass (R. E.). — 1947. The Insect cranium and the « epicranial suture ». (*Ibid.* **107**).

Schröder (Chr.) et Collaborateurs. — 1928 et sq. Handbuch der Entomologie. Jena.

Stephens (J. W.) & Newstead (R.). — 1907. The anatomy of the proboscis of biting flies. Part II : *Stomoxys* (*Ann. Trop. Med. Parasitol.*, **1**).

Strenger (A.). — 1941. Funktionnelle Analyse des Orthopterenkopfes, eine systematisch-funktionsanatomische Studie (*Zool. Jb. Syst.*, **75** (1-2).

Stuhlmann (F.). — 1909. Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (*Glossina fusca* und *Gl. tachinoides*) (*Arb. kais. Ges. Amte*, **28** (3).

Surcouf (J.). — 1924. Les Tabanides de France et des pays limitrophes (*Enc. Ent.* A, **5**. Paris).

Vogel (R.). — 1920. Zur Anatomie des Stechrüssels von *Glossina fusca*, Walk. (*Zool. Anz.*, **51** (12/13)).

Vogel (R.). — 1921. Kritische und ergänzende Mitteilungen zur Anatomie des Stechapparates der Culiciden und Tabaniden (*Zool. Jb. Anat.*, **42**).

Werer (H.). — 1933. Lehrbuch der Entomologie. Jena.

Weber (H.). — 1939. Grundriss der Entomologie. Jena.

Weber (H.). — 1937-1943. « Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden » (*Fortschr. Zool.*, **1**, **3**, **4**, **5**, **7**).

Wesché (W.). — 1904. The mouth-parts of *Nemocera* and their relation to the other families in *Diptera* (*J. R. Microsc. Soc.*).

Whitfield (F.). — 1925. The relation beetween the feeding-habits and the structure of mouth-parts in the *Asilidae* (*Proc. Zool. Soc. London*).

Wilhelmi (J.). — 1917. Die gemeine Stechfliege (Wadenstecher) (*Monogr. angew. Ent.*, **2**).

Source : MNHN, Paris

## LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

| | |
|---|---|
| *a.* | Antérieur. |
| *Ant.* | Antenne. |
| *Ap.* | Apodème. |
| *C.* | Cardo. |
| *Card.* | Cardinal. |
| *CCl.* | Centroclypéus. |
| *Cib.* | Cibarium. |
| *Cl.* | Clypéus. |
| *Cr.* | Cranien. |
| *Dil.* | Dilatateurs. |
| *E. Ep.* | Epipharynx. |
| *F.* | Fulcrum. |
| *Fr.* | Front. |
| *Fu.* | Furca. |
| *Fulcr.* | Fulcral. |
| *G.* | Genae. |
| *Gal.* | Galea. |
| *Ggl.* | Ganglion cérébroïde. |
| *H.* | Hypopharynx. |
| *Hyp.* | Hypopharynx. |
| *ITA.* | Invagination tentoriale antérieure. |
| *ITP.* | Invagination tentoriale postérieure. |
| *K.* | Sclérite dit « kappa » du premier article du labellum. |
| *Lab.* | Labellum. |
| *Lac.* | Lacinia. |
| *Lb.* | Labium. |
| *Lbm.* | Labium. |
| *Lbr.* | Labrum. |
| *M.* | Muscle. |
| *Md.* | Mandibule. |
| *Mt.* | Mentum. |
| *Mx.* | Maxille. |
| *O.* | Œil. |
| *Occ.* | Occiput. |
| *Oes.* | Oesophage. |
| *p.* | Postérieur. |
| *Palp. P.* | Palpaire, Palpe. |
| *PCl.* | Postclypéus. |
| *PG.* | Postgenae. |
| *PGl.* | Plancher de la gouttière labiale. |
| *Ph.* | Pharynx. |
| *Pm.* | Postmentum. |
| *POcc.* | Postocciput. |
| *Pstr.* | Pseudotrachée. |
| *Pt.* | Ptilinum. |
| *R.* | Rostre. |
| *Sal.* | Salivaire. |
| *Sm.* | Suhmentum. |
| *St.* | Stipes. |
| *T.* | Tentorium. |
| *TA.* | Tentorium antérieur. |
| *TD.* | Tube digestif. |
| *Tpe.* | Trompe. |
| *Tr.* | Trachée. |
| *V.* | Vertex. |

## EXPLICATION DES PLANCHES

### Planche VII.

*Tipula sp.* : La formation du labium. — Coupes transversales passant par la zone proximale des premiers labelles et le premier article des palpes maxillaires ; elles se situent en avant de celles des figures de la planche VIII. Sur ces coupes de 5 $\mu$, colorées à l'hématoxyline, l'épithélium (*Em*) est fortement teinté, de même que les parties exocuticulaires ou sclérifiées ; les parties endocuticulaires et les membranes apparaissent plus claires.

Source : MNHN, Paris

Fig. *a*. — La coupe passe en avant de l'extrémité antérieure du prémentum. Le signe + désigne le sclérite « intermédiaire » de l'articulation du premier labelle (++) avec le prémentum.

Fig. *b*. — La coupe passe par l'extrémité antérieure du prémentum et rencontre les sclérites intermédiaires. L'on voit nettement la liaison membraneuse de ces sclérites avec les premiers labelles.

Fig. *c*. — La coupe passe par les sclérites paraprémentaux (*pPm*) et légèrement en arrière de l'insertion du tendon du muscle *M Lab* 1 *a*. Sous le *Pm*, la couche épithéliale apparaît plus épaisse, par suite d'un pli de la membrane rostrale coupée tangentiellement.

Fig. *d*. — Le *Pm* est sur le point de s'isoler, la coupe passe près de l'insertion du *M Lab* 1.

Fig. *e*. — La coupe suit immédiatement celle de la figure précédente. Insertion du *M Lab* 1.

Fig. *f*. et *g*. — Ces coupes se situent à 15 resp. 20 $\mu$ de la précédente figure. Le labium est complètement isolé et se présente sous sa forme caractéristique d'un V renversé, comme s'il avait dû céder à une poussée latérale.

## Planche VIII.

Microphotographies de coupes transversales du rostre de la Tipule montrant l'isolement progressif du sclérite maxillaire. Fixation au Bouin alcoolique ; coloration à l'hématoxyline ferrique. L'épithélium (*Em*) très coloré s'est détaché de la cuticule (*Cul*) moins teintée. Le corps adipeux (*Ca*), faiblement développé, est visible sur plusieurs coupes. Remarquez l'aspect syncytial de l'épithélium reliant la cavité cibariale (*fulcrum*, *Cib*) à la paroi du rostre, ainsi que le renforcement du plafond de cette cavité au niveau de l'insertion des muscles dilatateurs (*Dil*).

Fig. *a*. — La coupe passe par le premier article du palpe maxillaire en avant de la branche transverse du sclérite maxillaire dont elle rencontre les extrémités latérales. Le prémentum est déjà formé (cf. Planche VII, *g*). A droite et à gauche, l'insertion du muscle cranio-lacinial.

Fig. *b*. — Plus en arrière, la coupe passe par le bord libre (antérieur) de la traverse (*Lac*) du sclérite maxillaire.

Fig. *c*. — Plus en arrière encore, la coupe passe par la lacinia se présentant sous la forme d'un V très ouvert.

## Planche IX.

Fig. *d*. — La coupe passe au niveau de l'insertion du muscle palpaire du premier article du palpe maxillaire (*M Palp* 1). La bandelette chitineuse reliant le stipes à la cuticule de la paroi rostrale est bien visible.

Fig. *e*. — La tige du sclérite maxillaire (*Stipes*, *St*) est complètement isolée ; de part et d'autre se trouvent les nerfs.

Source : MNHN, Paris

Pierre ANDRE, Imp., 244 boulevard Raspail, Paris. — Dépôt légal : 3e trimestre 1949

Source : MNHN, Paris

Photo Gouin

Coupes transversales du rostre de *Tipula* sp.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

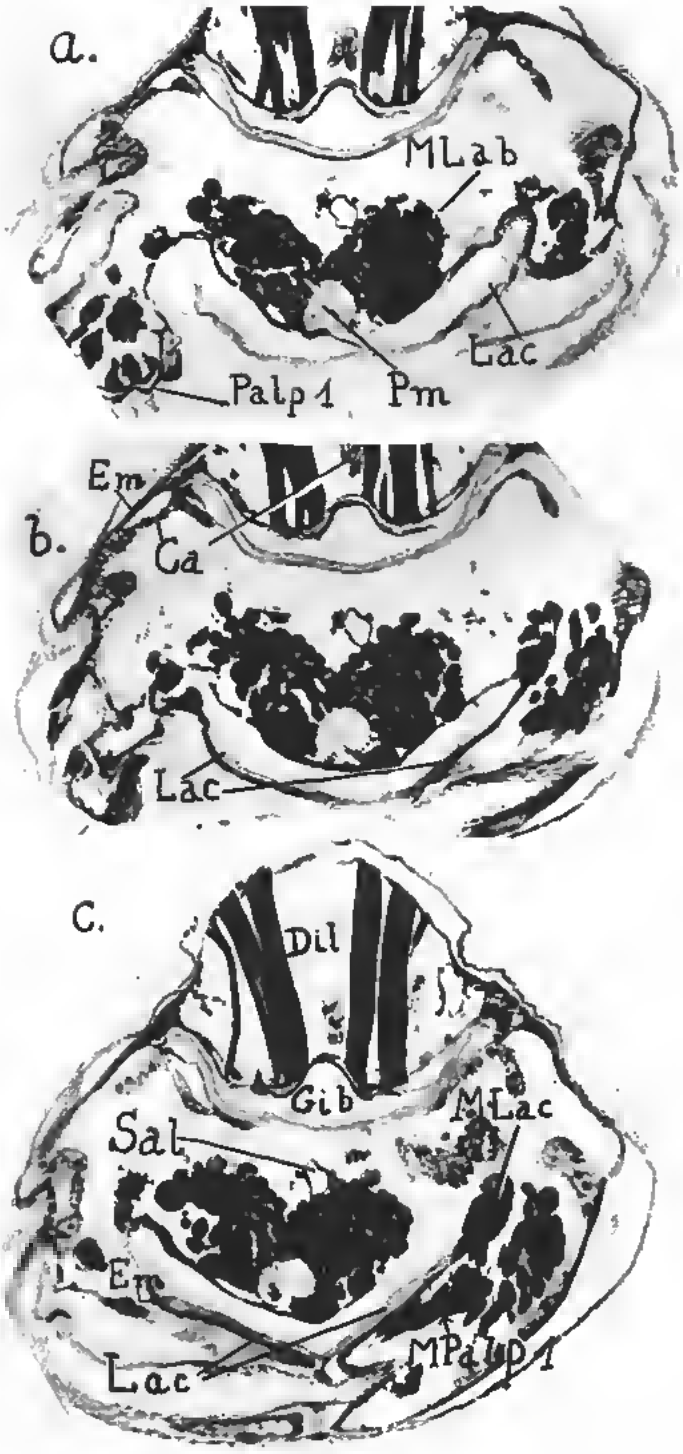



Photo Gouin

Coupes transversales du rostre de *Tipula* sp.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

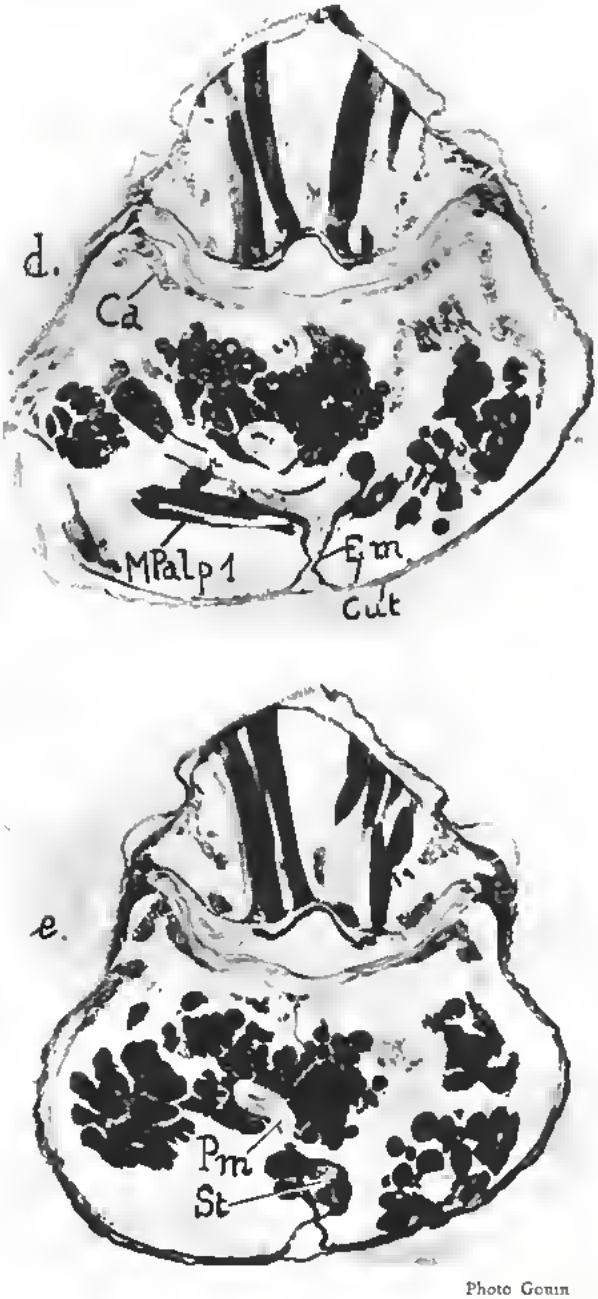
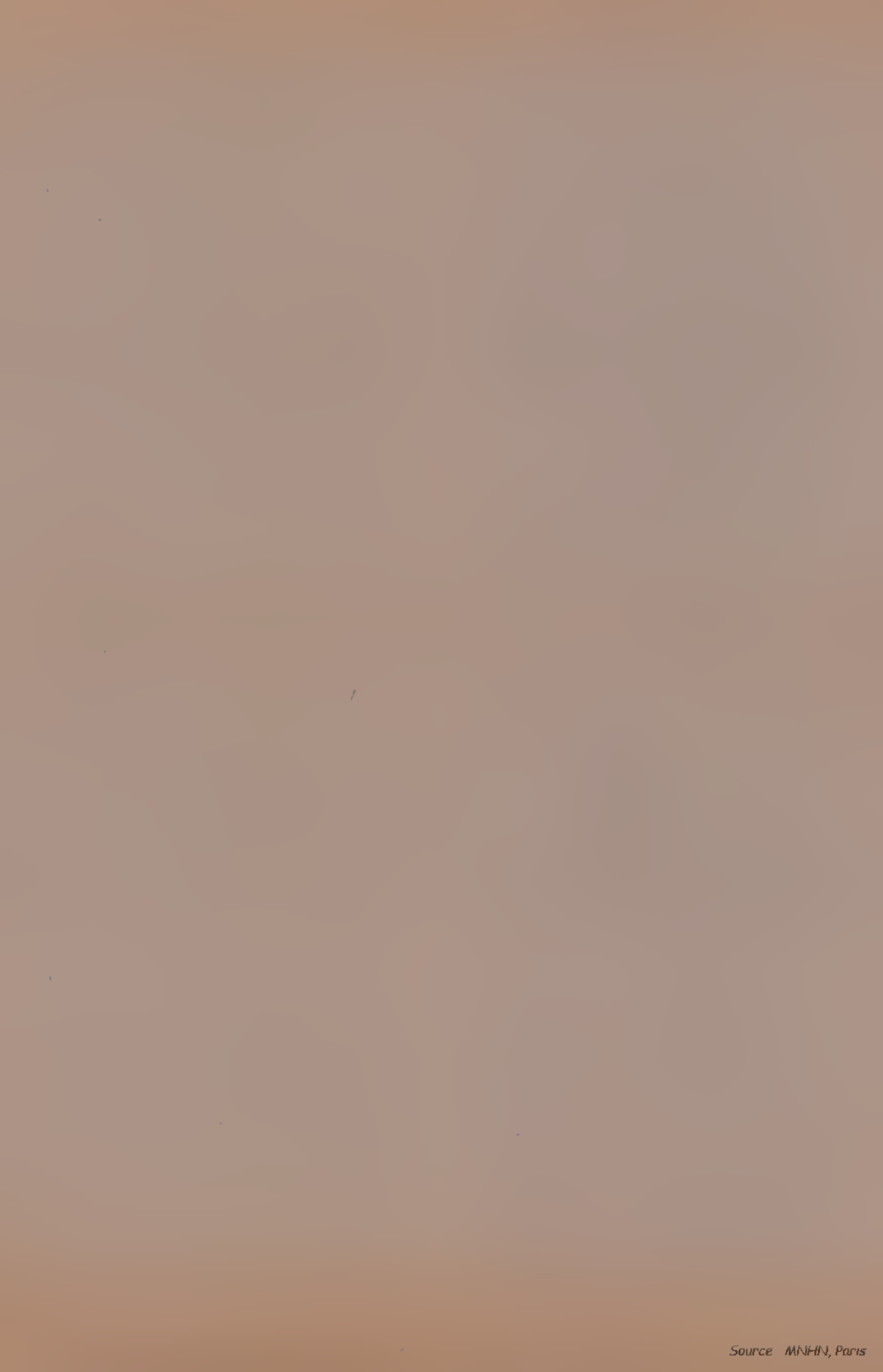



Photo Gouin

Coupes transversales du rostre de *Tipula* sp.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source MNHN, Paris

Les **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Le prix de l'abonnement, pour un volume, est de 800 *francs* et 1.200 *francs pour l'étranger.*

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressées au *Muséum national d'Histoire naturelle, service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

**Compte chèques postaux : Paris 124-03.**

---

# EDITIONS DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

**36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris**

---

*Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*).

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencé en 1895) (Un vol. par an. 500 fr.).

*Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, nouvelle série (Sans périodicité fixe ; abonnement pour un volume : France, 800 fr.; Étranger, 1.200 fr.).

*Publications du Muséum national d'Histoire naturelle* (Sans périodicité fixe ; paraît depuis 1933).

*Index Seminum in Hortis Musaei Parisiensis collectorum* (Laboratoire de Culture ; paraît depuis 1822 ; échange).

*Notulae Systematicae* (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie ; paraît depuis 1909 ; abonnement au volume, France : 150 fr. ; Étranger : 200 fr.).

*Revue française d'Entomologie* (Directeur : M. le Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; abonnement annuel : France, 500 fr. ; Étranger, 700 fr.).

*Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale* (Directeur : M. A. Chevalier, laboratoire d'Agronomie coloniale ; paraît depuis 1921 ; abonnement pour la France : 400 fr. ; Étranger, 500 fr.).

*Revue Algologique* (Directeur : M. R. Lami, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1924 ; abonnement : France, 200 fr. ; Étranger, 280 fr.).

*Revue Bryologique et Lichénologique* (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1874 ; abonnement : France, 200 fr. ; Étranger, 300 fr.).

*Revue de Mycologie* (anciennement *Annales de Cryptogamie exotique*) (Directeurs MM. R. Heim, J. Duché et Malençon, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1928 ; abonnement : France, 225 fr. ; Étranger, 450 fr.).

*Mammalia* (Directeur : M. E. Bourdelle, laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux ; paraît depuis 1936).

*Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle à Dinard* (Directeur : M. Ed. Fischer, laboratoire maritime de Dinard ; suite du même *Bulletin à Saint-Servan* ; paraît depuis 1928 ; prix variable par fascicule).

*Bulletin du Musée de l'Homme* (Directeur : M. P. Rivet, place du Trocadéro ; paraît depuis 1931), n'est envoyé qu'aux membres de l'Association des Amis du Musée de l'Homme.

*Recueil des Travaux du Laboratoire de Physique végétale* (Laboratoire de Physique végétale ; paraît depuis 1927 ; échange).

*Travaux du Laboratoire d'Entomologie* (Laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; échange).

Source MNHN, Paris